

Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Rambliense en la fosa de Calatayud-Montalbán

G. Cuenca Bescós

Cuenca Bescós, G., Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Rambliense en la fosa de Calatayud-Montalbán. — Scripta Geol., 87: 1-116, 69 fig., 7 lám., Leiden, abril 1988.

The Sciuridae are the family of rodents that comprises all extant and fossil squirrels. In the Ramblian and especially in the Aragonian of the Tertiary basin of Calatayud-Montalbán (Aragón, Spain) the remains of Sciuridae are relatively abundant.

A major problem solved in this paper is the distinction of M1 and M2, both in the upper and the lower dentition. Traditionally, in the literature these elements are treated as a unit M1,2. We managed to separate them, on the basis of the study of material of two extant species, *Atlantoxerus getulus* and *Sciurus vulgaris*.

In our study of the fossil Sciuridae from the Calatayud-Montalbán Basin 9 species were recognized, belonging to 6 genera: *Heteroxerus rubricati*, *H. grivensis*, *Atlantoxerus idubedensis* sp. nov., *A. blacki*, *Aragoxerus ignis*, *Spermophilinus besana* sp. nov., *S. bredai*, *Freudenthalia daamsi* sp. nov. y *Palaeosciurus feignouxi*. *Aragoxerus* and *Freudenthalia* are new genera.

Atlantoxerus idubedensis sp. nov. is a small *Atlantoxerus*, similar to primitive *Heteroxerus*, and characterized by a reduced or absent anterior cingulum in M₁, M₂ and M₃.

Spermophilinus besana sp. nov. is the smallest *Spermophilinus* species known so far. In the lower teeth the anterolophid is separated from the protoconid by a deep furrow, and the entoconid is reduced or absent.

Aragoxerus gen. nov. (tribe Xerini) contains only one species, *A. ignis*, formerly assigned to *Heteroxerus*. Although *Aragoxerus* is quite similar to *Heteroxerus*, its smaller size, simple dental pattern, absence of metaconule and anterior cingulum, and the lack of accessory ornamentations permit us to distinguish it as a separate genus.

Freudenthalia gen. nov. is a monospecific genus of uncertain systematic position, tentatively placed in the tribe Sciurini. *Freudenthalia daamsi* sp. nov. is the only species of this genus. It is characterized by a metaloph completely fused to the protocone, a loop-shaped metaconule, and the absence of the entolophid.

Within the genus *Heteroxerus* two pairs of names are synonymized: *H. vireti* is a synonym of *H. rubricati*; their size and dental morphology are very similar, both have an anterior cingulum in the lower molars, well-developed entolophid, and a metaloph, which is either free or tends to fuse with the posteroloph. *H. huerzeleri* is synonymized with *H. grivensis*. Several authors suggested this synonymy already. Populations assigned to *H. huerzeleri* belong in some cases to *H. rubricati*, and in most cases to *H. grivensis*. All populations described previously as *H. cf. huerzeleri* belong to *H. grivensis*.

The Sciuridae are a family of rodents with a morphologically stable dental pattern. Hardly any modifications take place during large periods of time, but sudden changes may cause the abrupt appearance and disappearance of species, such as *Freudenthalia daamsi* and *Aragoxerus ignis*.

Se describen tres nuevas especies de Sciuridae fósiles en la fosa terciaria de Calatayud-Montalbán: *Atlantoxerus idubedensis*, *Spermophilinus besana*, y *Freudenthalia daamsi*, esta última es la única especie del género *Freudenthalia*, descrito junto con *Aragoxerus* como géneros nuevos.

La descripción de estas nuevas formas está en el contexto de una revisión sistemática de las especies fósiles de Sciuridae de la Fosa. Por ello se revisan además los géneros *Heteroxerus*, *Atlantoxerus* y *Spermophilinus*, dando como resultado que se pongan en sinonimia dos casos del género *Heteroxerus*: *H. vireti* con *H. rubricati* y *H. huerzeleri* con *H. grivensis*. Se cree un nuevo género *Aragoxerus* para la especie *A. ignis* que anteriormente se incluía dentro del género *Heteroxerus*.

La sucesión de los yacimientos con Sciuridae en superposición estratigráfica nos ha permitido hacer algunas precisiones a la bioestratigrafía de las áreas de Daroca y Calamocha establecida por autores anteriores.

G. Cuenca Bescós, Departamento de Paleontología, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain.

Introducción	
Estudios paleontológicos en la fosa de Calatayud-Montalbán	3
Estado actual de los estudios sobre la familia Sciuridae	3
Métodos	6
Relación del material estudiado	8
Agradecimientos	9
Caracteres generales y clasificación de la familia Sciuridae	10
Taxonomía de los Sciuridae de la fosa de Calatayud-Montalbán	14
Tribu Xerini Osborn, 1910	14
<i>Heteroxerus</i> Stehlin & Schaub, 1951	32
<i>Heteroxerus rubricati</i> Crusafont, Villalta & Truyols, 1955	33
<i>Heteroxerus grivensis</i> (Forsyth Major, 1893)	54
<i>Heteroxerus</i> cf. <i>paulhiacensis</i> Black, 1963	64
<i>Atlantoxerus</i> Forsyth Major, 1893	64
<i>Atlantoxerus getulus</i> (L., 1758)	66
<i>Atlantoxerus idubedensis</i> sp. nov.	70
<i>Atlantoxerus blacki</i> (de Bruijn, 1967)	77
<i>Aragoxerus</i> gen. nov.	79
<i>Aragoxerus ignis</i> (Cuenca, 1986)	79
Tribu Tamini Black, 1963	81
<i>Spermophilinus</i> de Bruijn & Mein, 1968	81
<i>Spermophilinus besana</i> sp. nov.	82
<i>Spermophilinus bredai</i> (von Meyer, 1848)	84
Tribu Sciurini Burmeister, 1854	87
<i>Sciurus</i> L., 1758	87
<i>Sciurus vulgaris</i> L., 1758	87
<i>Freudenthalia</i> gen. nov.	90
<i>Freudenthalia daamsi</i> sp. nov.	91
Tribu Marmotini Pocock, 1923	92
<i>Palaeosciurus</i> Pomel, 1853	92
<i>Palaeosciurus feignouxii</i> Pomel, 1853	92
Petauristinae gen. et sp. indet.	93
Bioestratigrafía	93
Filogenia	98
Bibliografía	112

Introducción

En los alrededores de Daroca y de Calamocha, son relativamente abundantes los representantes fósiles de la familia Sciuridae, más conocidos actualmente con el nombre común de ardillas. Su aparente estabilidad morfológica y su número minoritario en cuanto a otros grupos de roedores, hace que los esciúridos hayan sido escasamente estudiados.

El objetivo del presente trabajo es el estudio de los esciúridos en la pequeña fosa terciaria de Calatayud-Montalbán con el fin de situarles dentro de su contexto sistemático para elaborar finalmente una hipótesis filogenética de la misma. A fin de conocer la variabilidad morfológica de los dientes en poblaciones de esciúridos actuales se ha incluido el estudio comparativo de dos especies vivientes de la familia: *Atlantoxerus getulus* (L., 1758) o ardilla moruna y *Sciurus vulgaris* L., 1758 o ardilla roja.

ESTUDIOS PALEONTOLÓGICOS EN LA FOSA DE CALATAYUD-MONTALBÁN

La cuenca terciaria de Calatayud-Teruel ha sido, desde principios del siglo XVIII, un punto de interés debido a los numerosos hallazgos paleomastológicos. Desde principios de nuestro siglo hasta nuestros días, los naturalistas en un principio, geólogos y paleontólogos en años posteriores, han centrado su interés en los vertebrados fósiles de la cuenca. Desde los primeros trabajos de Hernández Pacheco los estudios geológicos del Terciario aragonés han sido fundamentalmente paleontológicos.

La edad de los sedimentos terciarios de la fosa de Calatayud-Montalbán fué determinada gracias a los descubrimientos de numerosos restos de mamíferos fósiles. Los primeros hallazgos paleontológicos fueron los de los clásicos yacimientos de Nombrevilla y Montalbán.

Nombrevilla es un yacimiento de edad vallesiense, situado en las proximidades del pueblo del mismo nombre, a escasos kilómetros de Daroca en dirección noreste. Fué estudiado por Ferrando (1924) y Hernández Pacheco (1926).

Montalbán es un yacimiento de edad oligocena situado en las proximidades del pueblo del mismo nombre, cuya importancia bioestratigráfica se puso de relieve desde que fue estudiado por Fallot & Bataller (1927).

El estudio de las cuencas terciarias españolas comienza a cobrar importancia a partir de los trabajos de autores españoles como Aguirre, Crusafont Pairó, Riba, Truyols Santonja y de Villalta Comella especialmente. De Villalta & Crusafont (1947) hacen una revisión de los materiales terciarios continentales basado en estudios de mamíferos fósiles. Con este trabajo se inicia una nueva etapa en las investigaciones paleontológicas en la cuenca de Calatayud-Teruel sensu lato puesto que comienzan a dárseles connotaciones bioestratigráficas. La cuenca de Calatayud-Teruel resulta ser una de las más completas en cuanto a su registro paleontológico.

Crusafont Pairó, de Villalta Comella & Julivert (1954) estudian la serie estratigráfica miocena de Villarroja, Sierra de Armantes, Daroca y Nombrevilla. En esta última localidad revisan el material fósil estudiado anteriormente concluyendo que: '... la depresión de Calatayud está rellena por materiales miocenos de origen lacustre ...' Posteriormente Crusafont Pairó, de Villalta & Truyols Santonja (1957) hacen una recopilación histórica de los hallazgos paleontológicos conocidos hasta esa fecha.

Hernández Pacheco & Meléndez (1957) dan a conocer el yacimiento de coprolitos miocenos de Calatayud, en las proximidades del castillo de esta ciudad.

La correlación de las cuencas terciarias de la Cordillera Ibérica con las castellanas es realizada por Crusafont Pairó & Truyols Santonja (1960), basándose en el estudio comparativo de las faunas de mamíferos fósiles.

Desde 1959 Adrover estudia los alrededores de Teruel. En 1963 publica los primeros resultados, concluyendo que los yacimientos de los alrededores de Teruel son de edades más recientes que los de la fosa de Calatayud-Montalbán.

Sondaar (1961) estudia el género *Hipparion* (Perissodactyla, Mammalia) en Aragón. *Hipparion* es un género fósil cuya aparición determina el comienzo del Vallesiense. En el sector de Daroca-Villafeliche, el Vallesiense está caracterizado por el clásico yacimiento de Nombrevilla. En este mismo trabajo Truyols Santonja hace algunas observaciones sobre la litología de los sedimentos miocenos de los alrededores de Teruel y la posición estratigráfica relativa de los yacimientos de mamíferos con *Hipparion* estudiados por Sondaar.

Con Freudenthal (1963) comienza el estudio paleontológico de los pequeños mamíferos de la fosa de Calatayud-Montalbán. Los numerosos yacimientos que Freudenthal descubre, forman parte de importantes estudios posteriores así como del presente trabajo, como veremos más adelante.

En 1964 Crusafont Pairó & Truyols Santonja inician un estudio cronoestratigráfico de la cuenca de Calatayud-Teruel sensu lato. En él destacan de nuevo el interés de esta cuenca, debido a la gran cantidad de niveles fosilíferos sucesivos que se encuentran en distintos sectores. Hacen además, una recopilación bibliográfica de las faunas de los yacimientos más relevantes, sin mencionar el de Montalbán. Crusafont Pairó (1967) describe un nuevo nivel fosilífero en esta localidad situado '... estratigráficamente a unos 50 metros más alto que el de Fallot & Bataller ...' y junto con restos de grandes mamíferos describe faunas de pequeños mamíferos permitiéndole confirmar la edad de Oligoceno medio para las capas plegadas del Paleógeno de Montalbán.

De Bruijn (1965) estudia nuevos yacimientos con micromamíferos en la fosa de Calatayud-Montalbán, concretamente en los alrededores de Calatayud (Sierra de Armanes, Ateca) y Villafeliche (Valdemoros, Manchones). Su tesis doctoral (1965) es una importante contribución para la bioestratigrafía del área de Calatayud. En 1967 esta Tesis es traducida y publicada en castellano por el Instituto Geológico y Minero de España (I.G.M.E.). De Bruijn & van Meurs (1967) establecen la primera biozonación basada en micromamíferos en el Sector de Calatayud y en el de Daroca-Villafeliche. En 1968 de Bruijn & Mein recopilan y estudian los Sciuiridae de las 'capas de *Hipparion*' de la cuenca de Calatayud-Teruel constituyéndose en uno de los primeros trabajos monográficos sobre esta familia de roedores en España.

En 1971 Crusafont & Golpe establecen una de las primeras biozonaciones de mamíferos neógenos en España, mencionando el yacimiento Oligoceno de Montalbán debido a su importancia bioestratigráfica. Cuatro años más tarde Crusafont, Reguant & Golpe (1975) elaboran la primera síntesis biocronoestratigráfica del Terciario continental español.

El borde suroccidental de la fosa de Calatayud-Montalbán en el sector de Navarrete del Río y Bañón es de edad Mioceno inferior como demuestra el estudio del yacimiento de Navarrete del Río (Adrover, 1972). Este trabajo preliminar sería completado y publicado más tarde (Adrover, 1978).

Los suiformes (Artiodactyla, Mammalia) del Terciario español son estudiados por Golpe en 1974. Este trabajo, al igual que el de Alberdi (1974) sobre *Hipparion*, son dos importantes contribuciones a la sistemática de los grandes mamíferos del Mioceno español.

Adrover hace una recopilación sobre los estudios paleontológicos realizados en la fosa de Alfambrá-Teruel-Ademuz, continuando sus investigaciones en los alrededores de

la ciudad de Teruel y publicando los principales yacimientos paleomastológicos de la Provincia y su posición estratigráfica relativa en 1975.

Aguirre, dirige en 1974 un coloquio internacional sobre la bioestratigrafía continental del Neógeno superior y el Cuaternario en España. En éste se reconoce de nuevo la importancia de las secuencias bioestratigráficas basadas en las capas de la cuenca de Calatayud-Teruel y se elabora una síntesis sobre los estudios paleontológicos conocidos hasta 1974 (Aguirre & Morales, 1975).

En 1977 Daams, Freudenthal & van de Weerd elaboran la síntesis del Aragoniense, piso continental del Mioceno medio, caracterizado en el sector de Daroca-Villafeliche y situando el corte tipo en este sector.

En 1976, van de Weerd estudia los roedores del Mioceno-Plioceno de la fosa de Alfambra-Teruel-Ademuz y establece una biozonación para el Neógeno superior.

Adrover, Mein & Moissenet (1978) estudian las formaciones continentales turolenses, proporcionando nuevos datos para el Terciario del sector de Navarrete del Río y Bañón.

En el VII Congreso Internacional sobre el Neógeno Mediterráneo de 1979 (Atenas, Grecia) van de Weerd & Daams resaltan la importancia de las faunas de micromamíferos de la cuenca de Calatayud-Teruel en los estudios bioestratigráficos del Neógeno mediterráneo. Ambos autores presentan cincuenta y nueve asociaciones faunísticas españolas, como ampliación de un trabajo previo publicado por los autores en 1978.

Una interesante polémica surge entre la utilización de los términos biocronológicos y bioestratigráficos en medios continentales: 'biozonación', propuesta por Mein (1975) y 'división bioestratigráfica' de Daams & Freudenthal (1981). La definición de 'división bioestratigráfica' de estos autores se apoya en las sucesiones faunísticas de la fosa de Calatayud-Montalbán. Su trabajo establece una división bioestratigráfica en la fosa, que será utilizada por numerosos autores posteriores así como en el presente estudio.

Daams (1981) hace una revisión sistemática sobre los Gliridae (Rodentia, Mammalia). Gran parte del material estudiado por Daams proviene de los yacimientos de la cuenca de Calatayud-Teruel.

Agustí (1982) estudia los roedores fósiles del Neógeno español, incluyendo las faunas de la fosa de Calatayud-Montalbán.

Adrover et al. (1982) estudian la serie oligocena en los alrededores de Montalbán dando a conocer nuevos yacimientos del Paleógeno de esta fosa. Hugueney et al. (1985) definen nuevas especies de micromamíferos en los yacimientos dados a conocer en 1982 por Adrover et al.

En 1983 queda definitivamente establecida la bioestratigrafía del sector de Navarrete del Río y Bañón. Cuenca et al. (1983) establecen la sucesión de faunas de micromamíferos del Mioceno inferior de España en las cuencas terciarias del Ebro, Tajo y fosa de Calatayud-Montalbán con el fin de completar la escala bioestratigráfica continental del Mioceno inferior. En este trabajo se propone la creación de un nuevo piso continental denominado 'Ramblense'. El proyecto 'Ramblense' está ampliamente desarrollado en el informe elaborado por los investigadores del proyecto, Alvarez Sierra et al. (1983, inédito).

Adrover et al. (1983) estudian nuevos yacimientos con faunas de roedores en la Cordillera Ibérica (Sierra Palomera). El estudio de dichas faunas nos ha permitido conocer la distribución del Paleógeno continental en la Cordillera.

Los mapas geológicos a escala 1:50.000 (MAGNA) de Calamocha y Daroca recogen parte de los resultados bioestratigráficos realizados en estas comarcas. Las memorias han sido elaboradas en 1983 por Hernandez et al. y Olive et al. respectivamente.

López Martínez et al. (1985) presentan en el VIII Congreso Internacional sobre el Neógeno Mediterráneo de Budapest, una importante síntesis del Neógeno continental

español, en la que se puede apreciar de nuevo la importancia de las secuencias bioestratigráficas de la fosa de Calatayud-Montalbán.

Daams (1985) publica una de las primeras series monográficas sobre las faunas de roedores de la cuenca de Calatayud-Teruel basada en el estudio de la familia Gliridae en el área tipo del Aragoniense y áreas adyacentes.

La definición del nuevo piso continental del Mioceno español, el Ramblense, basado en las sucesiones bioestratigráficas del sector de Navarrete del Río y Bañón es publicado por Daams, Freudenthal & Alvarez Sierra (1987).

ESTADO ACTUAL DE LOS ESTUDIOS SOBRE LA FAMILIA SCIURIDAE

Existen pocos trabajos que dediquen su totalidad a la revisión sistemática de la familia Sciuridae. La mayoría de los autores incluyen el estudio de las ardillas dentro de estudios generales sobre los roedores de áreas o yacimientos determinados.

Uno de los primeros trabajos en los que se da una relativa importancia a los Sciuridae fósiles y actuales es el de Forsyth Major (1893). Este autor presenta un amplio panorama sobre la familia y estudia algunas formas miocenas haciendo interesantes comparaciones y observaciones sobre ciertas formas actuales, aportando una de las primeras clasificaciones de la familia.

De los trabajos dedicados exclusivamente al estudio de estos roedores encontramos por una parte los que estudian los de una determinada región y por otra, trabajos que analizan un taxón determinado restringido a un área geográfica.

Dentro de la primera categoría podemos mencionar las monografías de Bryant, 1945; Wilson, 1960; Black, 1963 y 1966. En la segunda categoría incluiremos los de Black, 1965; de Bruijn & Mein, 1968 y Mein, 1970.

Los autores norteamericanos han hecho trabajos muy extensos sobre las formas norteamericanas: Bryant (1945) es uno de los primeros investigadores que elabora una hipótesis sobre la evolución de los Sciuridae norteamericanos. Wilson (1960) estudia las formas norteamericanas del Oligoceno inferior. Black (1963) reconstruye la historia de la familia en Norteamérica en relación con la evolución del clima y de la flora. Según Black '... la historia de los Sciuridae en Norteamérica ha sido de cortos y rápidos avances evolutivos y largos períodos con cambios muy lentos. Esto es particularmente cierto para los cambios observados en la dentición ...'.

Dado el interés de comparar las faunas americanas y europeas a fin de dilucidar el origen, la evolución y la historia de la familia Sciuridae, Black estudia las ardillas del 'Viejo Mundo' en dos trabajos, uno en 1965 y otro en 1966. Primeramente hablaremos del segundo trabajo por estar en la línea de los trabajos generales sobre la familia: en 1966 el autor hace una revisión sobre los Sciuridae fósiles de Baviera, Alemania. Desafortunadamente la escasez de material no le permite extraer gran información, por lo que su trabajo consiste meramente en una descripción de Sciuridae de yacimientos bávaros descubiertos por Dehm (1950) en años anteriores, además de otros yacimientos clásicos como Gaimersheim, Wintershof-West y Quercy. El autor encuentra que especies referidas a la familia son en realidad formas pertenecientes a otras familias de roedores como el '*Sciurus chalaniati*' de Gaimersheim considerado actualmente como un Gliridae; el '*Sciurus schlosseri*' de Quercy identificado como un Ischyromyidae y '*Paracitellus eminens*' de Wintershof-West reconocido también como un Ischyromyidae (Black, 1966).

Dentro de los trabajos dedicados a un taxón concreto de la familia Sciuridae consideraremos los siguientes: Black en 1965 estudia el género *Heteroxerus* del Terciario

de Francia, tratando de establecer su posición sistemática. Es el primer autor que intenta reconstruir las tendencias evolutivas de los caracteres de la dentición en *Heteroxerus*. La falta de material y el carácter aislado de la mayor parte de los yacimientos franceses le impiden establecer una filogenia completa del género.

En España de Bruijn & Mein (1968) revisan los Sciuridae del Mioceno superior de la cuenca de Calatayud-Teruel. Siguiendo a Black (1965) hacen un estudio sobre los caracteres relevantes de los molares de los Xerini, pero como le ocurre al mencionado autor, el estudio de dichos caracteres queda empobrecido a causa de la escasez de material. Este trabajo es, de todas formas, una importante contribución al estudio de las ardillas fósiles del Mioceno superior de la cuenca.

Uno de los trabajos más extensos e importantes basados en el estudio de las ardillas fósiles es el de Mein (1970) sobre los esciurópteros (Petauristinae, Sciuridae) neógenos de Europa occidental. Es, precisamente un esciuróptero el esciúrido más antiguo de España, hallado en la fosa de Calatayud-Montalbán, en el Paleógeno de Montalbán (Daams, com. pers.).

Kinman inicia un interesante proyecto de recopilación de todas las especies de Sciuridae actuales y fósiles, elaborando una lista sobre las especies fósiles que no ha llegado a ser nunca completada (Kinman, 1977, inédito).

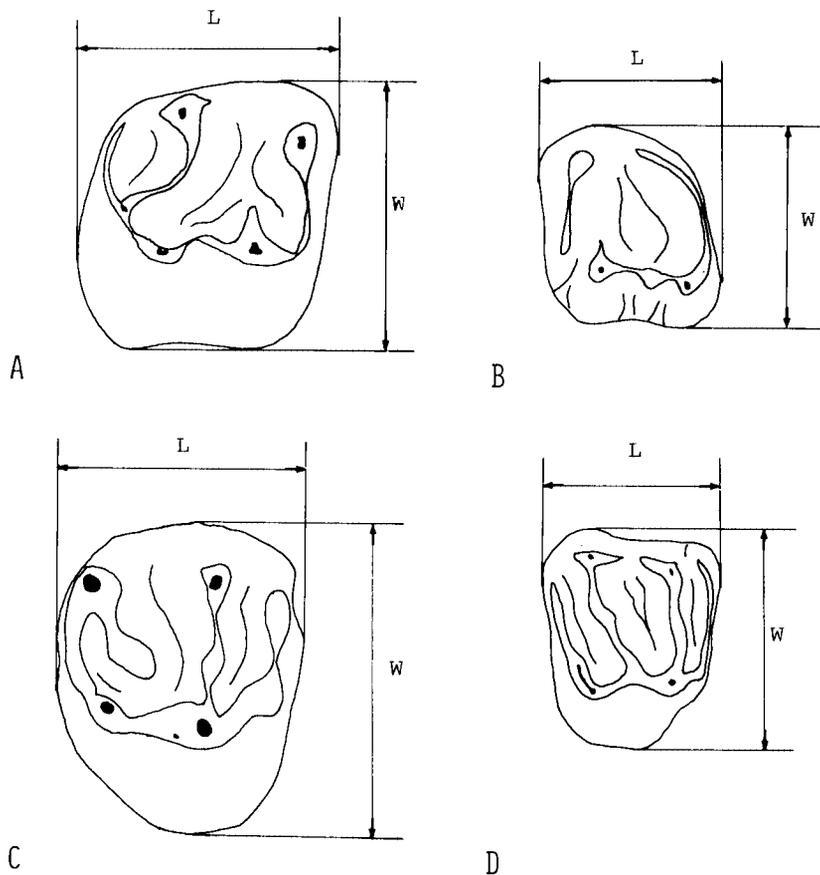


Fig. 1. Parámetros seleccionados en los molares de Sciuridae; Fig. 1A y C en Xerini; Fig. 1B y D en Sciurini; L: Longitud, W: Anchura.

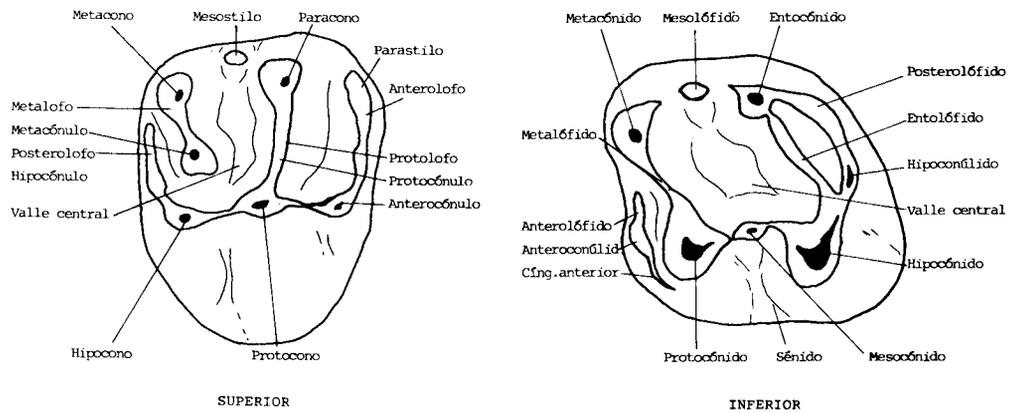


Fig. 2. Terminología utilizada en este trabajo para la descripción de los molares de Sciuridae (modificado de Cuenca, 1985).

MÉTODOS

Tablas de medidas — Las medidas han sido efectuadas como se indica en las Fig. 1 A-D con una lupa binocular Zeiss con objetivo 5 × y ocular 10 ×.

A partir de los datos biométricos se elaboran histogramas de frecuencias (Fig. 49-69), diagramas de dispersión y se estudian las relaciones entre las medidas del diente de leche, premolar y tercer molar con respecto al primero y segundo molares, tanto de la dentición superior como de la inferior.

Morfología dental comparada — La valoración de la variabilidad morfológica y biométrica se apoya en el estudio de dos poblaciones de especies de Sciuridae actuales: *Atlantoxerus getulus* y *Sciurus vulgaris* (véanse los apartados correspondientes a estas dos especies y el párrafo dedicado a la separación de M1 y M2 en la metodología utilizada para la descripción sistemática de los Xerini: *Heteroxerus* y *Atlantoxerus*).

Nomenclatura utilizada en la descripción de los molares — Es la misma que la propuesta por Cuenca Bescós en 1985 (véase Fig 2.).

RELACION DEL MATERIAL ESTUDIADO

Sigla	Localidad	Area	Colección
AC2	Alcozer 2	Daroca-Villafeliche	RGM
BOR	Borjas	Daroca-Villafeliche	RGM
BN2	Bañón 2	Bañón	RGM
BN5	Bañón 5	Bañón	RGM
BN11A	Bañón 11A	Bañón	RGM
COR	Córcoles	Cuenca del Tajo	MNCN
CS1A	Casetón 1A	Bañón	RGM
CS2B	Casetón 2B	Bañón	RGM
DH	La Dehesa	Navarrete del Río	RGM
LP4A	Las Planas 4A	Daroca-Villafeliche	Utrecht, RGM
LP4B	Las Planas 4B	Daroca-Villafeliche	Utrecht, RGM
LP4C	Las Planas 4C	Daroca-Villafeliche	RGM

LP5B	Las Planas 5B	Daroca-Villafeliche	RGM
LP5H	Las Planas 5H	Daroca-Villafeliche	RGM
LP5K	Las Planas 5K	Daroca-Villafeliche	RGM
LP5L	Las Planas 5L	Daroca-Villafeliche	RGM
MA	Manchones 1	Daroca-Villafeliche	Utrecht, MNCN
MOR	Moratilla 1	Navarrete del Río	RGM
NAV	Navarrete del Río	Navarrete del Río	MNCN
OR1	Olmo Redondo 1	Daroca-Villafeliche	RGM
OR2	Olmo Redondo 2	Daroca-Villafeliche	RGM
OR3	Olmo Redondo 3	Daroca-Villafeliche	RGM
OR5	Olmo Redondo 5	Daroca-Villafeliche	RGM
OR8	Olmo Redondo 8	Daroca-Villafeliche	RGM
OR9	Olmo Redondo 9	Daroca-Villafeliche	RGM
RA1	Ramblar 1	Navarrete del Río	RGM, MNCN
RA3B	Ramblar 3B	Navarrete del Río	MNCN
RA4A	Ramblar 4A	Navarrete del Río	MNCN
RA7	Ramblar 7	Navarrete del Río	MNCN
RG2	Regajo 2	Navarrete del Río	RGM
SOL	Solera	Daroca-Villafeliche	RGM
SR1	San Roque 1	Daroca-Villafeliche	RGM
SR2	San Roque 2	Daroca-Villafeliche	RGM
TOR1	Toril 1	Daroca-Villafeliche	RGM
VA1A	Valdemoros 1A	Daroca-Villafeliche	Utrecht
VA3A	Valdemoros 3A	Daroca-Villafeliche	RGM
VA3B	Valdemoros 3B	Daroca-Villafeliche	Utrecht, RGM
VA3D	Valdemoros 3D	Daroca-Villafeliche	RGM
VA3E	Valdemoros 3E	Daroca-Villafeliche	RGM
VH1	Valhondo 1	Navarrete del Río	MNCN
VL2A	Villafeliche 2A	Daroca-Villafeliche	Utrecht
VL4A	Villafeliche 4A	Daroca-Villafeliche	RGM
VL9	Villafeliche 9	Daroca-Villafeliche	RGM
VR1A	Vargas 1A	Daroca-Villafeliche	RGM
VT1	Valalto 1	Daroca-Villafeliche	RGM
VT2B	Valalto 2B	Daroca-Villafeliche	RGM
VT2C	Valalto 2C	Daroca-Villafeliche	RGM, UCM

Las colecciones proceden de las siguientes instituciones:

MNCN – Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

RGM – Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie Leiden, Holanda.

UCM – Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid.

Utrecht – Instituut voor Aardwetenschappen, Utrecht Holanda.

Colección J.M. Rey, Universidad de Santiago de Compostela (material de *Sciurus vulgaris*, especie actual del Norte de España).

El material estudiado de *Atlantoxerus getulus*, especie actual del Norte de Africa, procede del UCM.

AGRADECIMIENTOS

Lo que tengo que agradecer a todos mis amigos lo debo hacer muy junto, porque no hay espacio suficiente para todo el cariño que han puesto; ayudándome, Maite, Iñaki, Alfredo, Eliseo, Santiago, Mariano, Apolinar, Ana Rosa, Nines, Marta, Diana, Jaime, Gloria y Pepe. Para todos ellos va dedicado este trabajo que ha costado amor, dedicación, entrega y comprensión por parte de todos ellos. A todos los demás, que sin nombrarlos están ahí.

El Departamento de Paleontología de Zaragoza; con Leandro Sequeiros que aceptó dirigirme oficialmente y Eladio Liñán que ha puesto el mayor empeño en mi trabajo, animándome siempre a continuar y finalizar y cargándose con la dura tarea de corregir y revisar el manuscrito para presentarlo como Ponente en la Universidad de Zaragoza. A Remmert Daams mi amigo y Director científico de este estudio.

Nieves López Martínez me ha criticado, discutido y dirigido duramente durante mi estancia en su casa. Nunca olvidaré esas largas conversaciones en las que cada día aprendía un poquito más sobre paleontología, en el mismo párrafo tengo que meter a Matías Freudenthal, quien, como Nieves, no deja pasar un párrafo si no están todos los puntos sobre todas las jotas y íes.

El material ha sido recogido por el equipo formado por R. Daams y M. Freudenthal y por nosotros, los 'negritos de campo' Natxo, Rizos, Marian, Javier E., Javier M. y yo, a ellos; por las risas que nos hemos ganado cada día en Daroca y Calamocha. Los negritos curran también en sus respectivas Tesis y con ellos he aprendido a trabajar y a discutir sobre los otros grupos de vertebrados. Mis primeros trabajos en paleontología de vertebrados fueron guiados y estimulados por Emiliano Aguirre y Jorge Morales. La Diputación General de Aragón y el Ministerio de Asuntos Exteriores me han concedido becas que me han permitido continuar mis estudios. Finalmente quiero agradecer a los miembros del Instituto de Geología de Madrid quienes me dieron cobijo durante mis primeras jornadas de doctorado y me prestaron toda la ayuda moral y material que necesitaba así como a Pepe Rey de la Universidad de Santiago de Compostela quien me permitió estudiar su colección de ardillas españolas. También debo agradecer que Luis Torres Freixenet me haya ayudado en la mayoría de las fotografías presentadas en este trabajo.

Una parte del trabajo de campo, fue subvencionada por la 'Nederlandse organisatie voor zuiver-wetenschappelijk onderzoek (Z.W.O.)' a través de becas concedidas a R. Daams y M. Freudenthal.

Caracteres generales y clasificación de la familia Sciuridae

Orden Rodentia Bowdich, 1821
Suborden Sciuromorpha Brandt, 1855
Superfamilia Sciuroidea Gill, 1872

Familia Sciuridae Gray, 1821

Los Sciuridae son los únicos constituyentes de la superfamilia Sciuroidea.

Son formas con el cráneo subovoidal, sin constricción interorbital y con hocico corto (los premaxilares son cortos). La inserción de los músculos masticadores es del tipo esciuromorfo, con el canal infraorbital estrecho y alargado y el masetero aumentado anterodorsalmente. La mandíbula es del tipo esciurognato, con el proceso angular ligeramente curvo (Niethammer & Krapp, 1978).

La fórmula dentaria es la siguiente:
$$\frac{10(2-1)3}{1013}$$

La dentición yugal es braquiodonta, bunodonta y semilofodonta, con tres a cuatro cúspides principales en general: paracono, protocono, metacono y/o hipocono en los molares superiores y protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido en los molares inferiores. El hipocono se encuentra reducido o inexistente en la mayor parte de las especies. Se

observan tres o cuatro crestas transversales: anterolofos, protolofos, metalofos y posterolofos en los molares superiores, y dos a cuatro en los inferiores: anterolofido, metalofido, entolofido y posterolofido.

La familia Sciuridae es una de las más cosmopolitas del orden Rodentia. Actualmente sus miembros están distribuidos por todos los continentes excepto Australia y la Antártida.

Los primeros representantes de la familia se conocen desde el Oligoceno en Norteamérica y Europa. En África y Asia se encuentran los primeros representantes fósiles desde el Mioceno, y en Sudamérica desde el Pleistoceno (Simpson 1945; Kinman, 1977, inéd.; Cuenca Bescós, en prensa).

Numerosos autores señalan, como carácter común a todas las especies de Sciuridae, la sencillez de su dentición. La similitud de la morfología oclusal entre especies y aún géneros diferentes es enorme, lo que ha llevado a asignar formas oligocenas y miocenas a un sólo género: *Sciurus*. Sin embargo los Sciuridae se diferencian bien del resto de las familias del orden. Hay una excepción en relación con las formas de la fósil subfamilia Paramyinae (Ischyromyidae) cuya dentición presenta grandes analogías con la de los Sciuridae, lo que hace que ambos grupos de roedores se consideren estrechamente relacionados.

Mayores dificultades se presentan en relación con la inserción de la familia dentro del orden Rodentia, sus afinidades con el resto de las familias, a excepción hecha de la subfamilia Paramyinae, y su origen, tema abordado por numerosos autores que sintetiza Vianey-Liaud (1985).

Para la clasificación de los Sciuridae seguiremos la de Simpson (1945) con observaciones y modificaciones de Forsyth Major (1893), Wood (1955), Wilson (1960), Black (1963), de Bruijn (1967), de Bruijn & Mein (1968) y Mein (1970).

La familia Sciuridae está compuesta por dos subfamilias: Sciurinae Baird, 1857 y Petauristinae Miller, 1912.

Subfamilia Sciurinae Baird, 1857

La dentición de los Sciurinae es más bunodonta que la de los Petauristinae. Es similar a la de algunos Paramyinae, diferenciándose por una mayor lofodondia en los Sciurinae, así como en el mayor desarrollo de M^3 y M_3 con respecto a los dos primeros molares, ya que los Paramyinae presentan los terceros molares ligeramente reducidos con respecto a los segundos molares.

La subfamilia Sciurinae está constituida por seis tribus:

Xerini Osborn, 1910; Sciurini Burmeister, 1854; Marmotini Pocock, 1923; Funambulini Pocock, 1923; Callosciurini Pocock, 1923; Tamiini Black, 1965

Tribu Xerini Osborn, 1910

Los Xerini son ardillas con hábitos terrestres, de pequeño a mediano tamaño cuya dentición es bunodonta y tetratubercular, los molares superiores son de forma rectangular a subcuadrada y los inferiores romboidal. Se diferencian de otras tribus de Sciurinae por su marcada bunodondia, la presencia de hipocono, metalofos completos a incompletos en M^1 y M^2 y la presencia de entolofido en M_1 y M_2 .

Distribución — Son formas europeas, asiáticas y africanas que se conocen desde el Oligoceno.

Géneros atribuidos a esta tribu

Heteroxerus Stehlin & Schaub, 1951, fósil del Oligoceno y Mioceno europeos.

Atlantoxerus Forsyth Major, 1893, género del Mioceno y Plioceno europeos y desde el Mioceno hasta la actualidad en Africa.

Xerus Hemprich & Ehrenberg, 1832, incluye los subgéneros *Euxerus* Thomas, 1909 y *Geosciurus* Smith, 1834. Es un género actual africano que se conoce desde el Pleistoceno.

Aragoxerus gen. nov., se conoce exclusivamente en el Mioceno inferior español.

Spermophilopsis Blasius, 1884, género actual de Asia central.

Tribu Sciurini Burmeister, 1854

Son ardillas principalmente arborícolas, de pequeño a mediano tamaño y con dentición bunolofodonta. Los molares superiores son generalmente subtriangulares y los inferiores rectangulares a romboidales.

Distribución — Actualmente se encuentran en todos los continentes a excepción de Africa, Australia y la Antártida. Se conocen desde el Oligoceno en Europa; desde el Mioceno en Norteamérica; desde el Pleistoceno en Asia y tienen representantes actuales en Centro- y Sudamérica.

Observaciones — Los molares superiores son trituberculares, con el trigonio marcadamente triangular como en Marmotini. Algunas especies de *Sciurus* los tienen tetratuberculares, pero el hipocono no llega a adquirir el mismo desarrollo que en los Xerini.

Géneros atribuidos a esta tribu

Sciurus L., 1758. Se conoce desde el Oligoceno hasta la actualidad en Europa y Norteamérica, desde el Pleistoceno en Asia y en la actualidad en Sudamérica. Se incluyen los siguientes subgéneros: *Neosciurus* Trouessart, 1880, *Otosciurus* Nelson, 1899, *Hesperosciurus* Nelson, 1899, *Echinosciurus* Trouessart, 1880, *Baiosciurus* Nelson, 1899, *Parasciurus* Trouessart, 1880, *Leptosciurus* Allen, 1915, *Notosciurus* Allen, 1914, *Mesosciurus* Allen, 1915, *Macroxus* Cuvier, 1823, *Hedrosiurus* Allen, 1915, *Urosciurus* Allen, 1915, *Simosciurus* Allen, 1915, *Tenes* Thomas, 1909.

Syntheosciurus Bangs, 1902, género actual de Centroamérica.

Microsciurus Allen, 1895, se conoce actualmente en Centro- y Sudamérica.

Sciurillus Thomas, 1914, género actual de Sudamérica.

Miosciurus Black, 1963, género del mioceno inferior norteamericano.

Protosciurus Black, 1963, se conoce desde el Oligoceno medio hasta el Mioceno inferior de Norteamérica.

Tamiasciurus Trouessart 1880, desde el Pleistoceno hasta la actualidad en Norteamérica.

Reithrosiurus Gray, 1867, forma actual de Borneo (Indonesia).

Guerlinguetus Gray, 1821, género que se conoce desde el Pleistoceno hasta la actualidad en Norteamérica.

Tribu Marmotini Pocock, 1923

Los Marmotini son esciúridos de gran tamaño, con hábitos terrestres, suelen vivir formando grandes comunidades en madrigueras cavadas en la tierra. Sus molares superiores son marcadamente triangulares y los inferiores son romboidales. La dentición es lofodonta.

Distribución — Viven actualmente en Europa, Norteamérica y Asia, desde el Mioceno medio en Norteamérica y en Europa y Asia desde el Pleistoceno.

Géneros atribuidos a esta tribu

Palaeosciurus Pomel, 1853, del Oligoceno y Mioceno europeos.

Marmota Frisch, 1775 (= *Arctomys* Schreber, 1780), incluye al subgénero *Marmotops* Pocock, 1922. Se conoce desde el Pleistoceno hasta la actualidad.

Cynomys Rafinesque, 1817, sus primeros representantes aparecen en el Plioceno en Norteamérica y Asia viviendo hasta la actualidad.

Citellus Oken, 1816 (= *Spermophilus* Cuvier, 1825), los autores americanos lo consideran *Spermophilus* (Black 1963, Simpson, 1945) y los europeos *Citellus* (Niethammer & Krapp, 1978). Comprende los siguientes subgéneros: *Otospermophilus* Brandt, 1844, *Ammospermophilus* Merriam, 1897, *Callospermophilus* Merriam, 1897.

Palaearctomys Douglas, 1903, género exclusivamente del Mioceno superior de Norteamérica.

Arctomyoides Bryant, 1945, género del Mioceno superior de Norteamérica.

Paenemarmota Hibbard & Schultz, 1948, se conoce en el Plioceno superior de Norteamérica y Centroamérica.

Miospermophilus Black, 1963, del Mioceno inferior y medio de Norteamérica.

Protospermophilus Gazin, 1930, del Mioceno medio de Norteamérica.

Tribu Tamiini Black, 1963

La dentición superior es lofodonta pero la inferior es más bunodonta que lofodonta. Los molares superiores son subcuadrados y trituberculares. Los molares inferiores son tetratuberculares pero los entocónidos están muy reducidos y en algunas formas son inexistentes.

Distribución — Actualmente se encuentran exclusivamente en Norteamérica, en donde aparecen desde el Mioceno inferior pero se conocen en el Mioceno y Plioceno europeos y en el Plioceno asiático.

Géneros atribuidos a esta tribu

Tamias Illiger, 1811, género del Mioceno europeo y del Mioceno hasta la actualidad en Norteamérica.

Eutamias Trouessart, 1880, aparece desde el Plioceno en Asia y Pleistoceno en Norteamérica hasta la actualidad. En la actualidad vive también en Europa. Niethammer & Krapp (1978) consideran *Eutamias* como un subgénero de *Tamias*.

Ammospermophilus Merriam, 1982, género del Plioceno inferior de Norteamérica.

Spermophilinus de Bruijn & Mein, 1968, forma del Mioceno y Plioceno europeos.

Tribu Funambulini Pocock, 1923

Son esciúridos arborícolas de pequeño a gran tamaño. Su dentición es lofodonta.

Distribución — Se conocen en la actualidad en África y Asia y en el Mioceno de Alemania (Dehm, 1950).

Géneros atribuidos a esta tribu

Funambulus Lesson, 1832, incluye al subgénero *Tamioides* Pocock, 1923; es un género que vive en la actualidad en Asia.

Ratufa Gray, 1967, género actual de Asia (India). Hay una cita en el Mioceno de Alemania (Dehm, 1950).

Protoxerus Forsyth Major, 1893, incluye al subgénero *Myrsilus* Thomas, 1909. Es la actual ardilla gigante africana.

Epixerus Thomas, 1909, actual ardilla de las palmeras de Africa.

Funisciurus Trouessart, 1880, es la ardilla listada africana.

Paraxerus Forsyth Major, 1893, incluye al subgénero *Tamiscus* Thomas, 1918. Es la actual ardilla de sabana africana.

Heliosciurus Trouessart, 1880, incluye al subgénero *Aethosciurus* Thomas, 1916, como su nombre lo indica se trata de la ardilla de sol que vive en la actualidad en Africa.

Myosciurus Thomas, 1909, es la ardilla enana africana.

Tribu Callosciurini Pocock, 1923

Son ardillas arborícolas similares a las Funambulini. Son conocidas como ardillas arborícolas orientales.

Distribución — Son formas que se conocen desde el Pleistoceno hasta la actualidad en Asia.

Géneros atribuidos a esta tribu

Callosciurus Gray, 1867, es un género actual que incluye los subgéneros *Tomeutes* Thomas, 1915 y *Tamiops*, Allen, 1906

Menetes Thomas, 1908, es un género actual.

Rhinosciurus Gray, 1843, género actual.

Lariscus Thomas & Wroughton, 1909 (= *Laria*, Gray, 1867), actual.

Dremomys Heude, 1898, incluye el subgénero *Zetis* Thomas, 1908, es actual.

Sciurotamias Miller, 1901, incluye al subgénero *Rupestes* Thomas, 1922. Se conoce desde el Pleistoceno hasta la actualidad.

Glyphotes Thomas, 1898, se encuentra también en Kalimantan (Borneo, Indonesia). Es un género actual.

Nannosciurus Trouessart, 1880, actual ardilla enana oriental.

Subfamilia Petauristinae Miller, 1912

Son ardillas típicamente arborícolas. Las membranas especiales que unen los miembros anteriores con los posteriores les permiten planear de rama en rama. Se caracterizan además por su gran tamaño, por sus hábitos nocturnos y por su dentición especializada. El esmalte de los molares puede ser liso o rugoso y provisto en general de multitud de crestas accesorias transversales y longitudinales, generalmente sinuosas; lo que les da a los molares un aspecto laberíntico. Las crestas suelen ser sinuosas.

Distribución — Actualmente se encuentran repartidas por Europa, Asia y Norteamérica. Se conocen desde el Oligoceno en Europa y desde el Pleistoceno en Asia y Norteamérica.

Observaciones

Hay una cierta confusión con los nombres genéricos de *Pteromys* Cuvier, 1880, *Petaurista* Link, 1795 y *Sciuropterus* Cuvier, 1825. *Petaurista* es sinónimo del actual *Pteromys*. Kretzoi (1962) agrupa los '*Petaurista*' fósiles dentro de los géneros *Miopetaurista* Kretzoi, 1962 y *Pliopetaurista* Kretzoi, 1962. Aceptamos como género a *Sciuropterus* que se incluía como subgénero de *Pteromys*.

Hay también una cierta problemática entre los géneros *Miopestaurota*, *Cryptopterus* Mein, 1970 y *Albanensia* Daxner-Höck & Mein, 1975. Esta problemática queda reflejada en el trabajo de Daxner-Höck & Mein, 1975.

Géneros atribuidos a esta subfamilia

Pteromys Cuvier, 1880 (= *Petaurista*, Link, 1795).

Miopetaurista Kretzoi, 1962, género del Mioceno europeo.

Pliopetaurista Kretzoi, 1962, género del Mioceno superior y Pleistoceno europeos.

Sciuropterus Cuvier, 1825, género actual de Europa y Asia.

Eupetaurus Thomas, 1888, género actual de Asia.

Glaucomys Thomas, 1908, forma del Pleistoceno y actual de Norteamérica.

Eoglaucomys Howell, 1915, género actual del Himalaya (Asia).

Hylopetes Thomas 1908, incluye el subgénero *Petinomys* Thomas, 1908. El género vive en la actualidad en Asia.

Aeretes Allen, 1940, género actual de China.

Trogopterus Heude, 1898, género actual asiático.

Belomys Thomas, 1908, género actual asiático.

Pteromyscus Thomas, 1908, género actual asiático.

Petaurillus Thomas, 1908, género actual asiático.

Iomys Thomas, 1908, género actual asiático.

Albanensia Daxner-Höck & Mein, 1975, género del Mioceno superior europeo.

Forsythia Mein, 1970, género del Mioceno superior europeo.

Blackia Mein, 1970, género del Mioceno europeo.

Petauria Dehm, 1962, género del Pleistoceno europeo.

Pliopetes Kretzoi, 1959, género del Plioceno europeo.

Oligopetes Heissig, 1978, género del Oligoceno europeo.

Taxonomía de los Sciuridae de la fosa de Calatayud-Montalbán

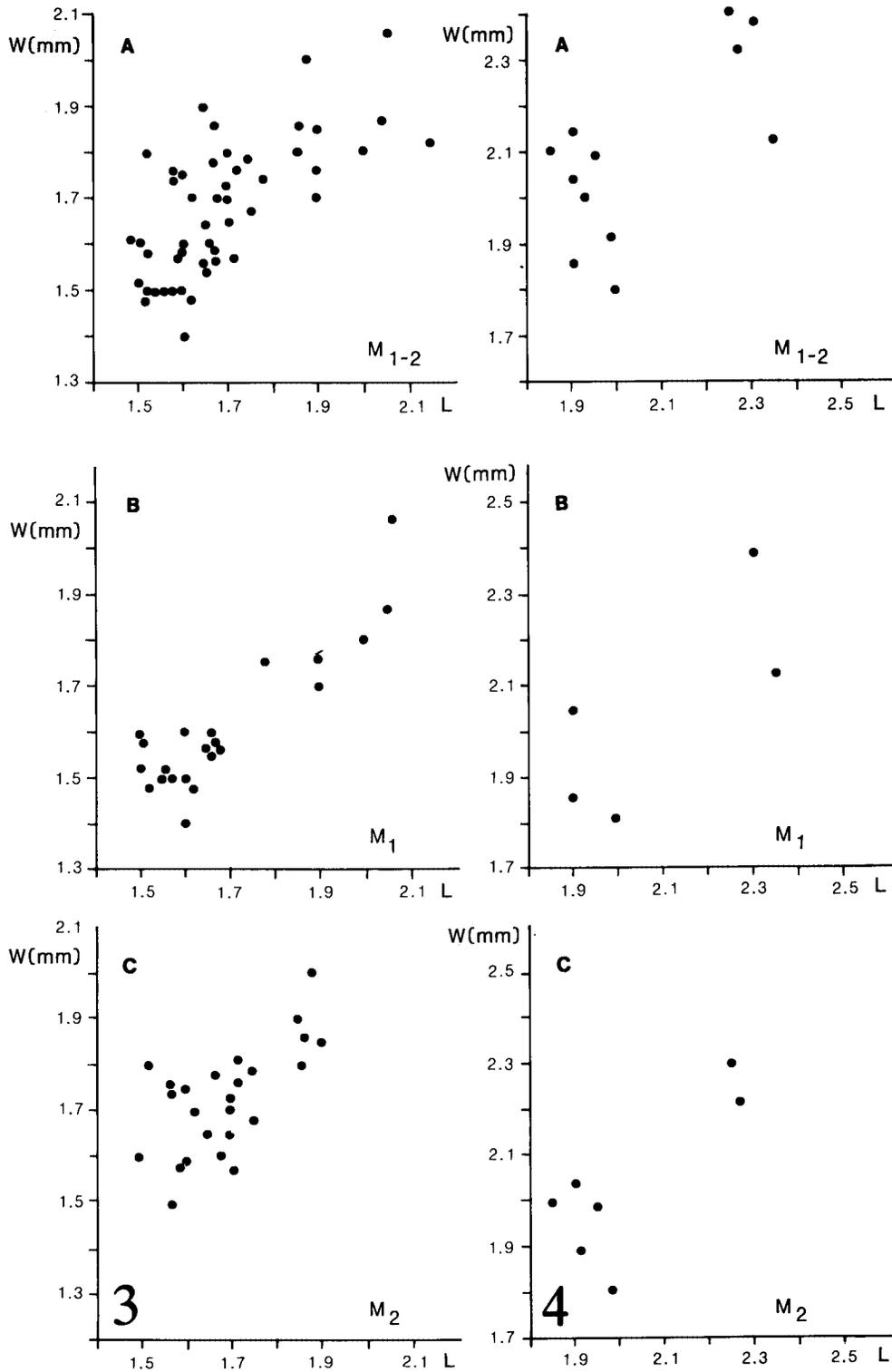
SUBFAMILIA SCIURINAE BAIRD, 1857

TRIBU XERINI OSBORN, 1910

En el presente trabajo hemos introducido una técnica o metodología nueva que en algunos casos nos permitirá separar las distintas especies de los géneros de la tribu Xerini, en base al estudio morfológico y biométrico de la superficie oclusal de M1 y M2 tanto inferiores como superiores, que luego se ha contrastado con histogramas de frecuencia y diagramas de dispersión lineal.

La mayoría de los autores, Black (1965), de Bruijn (1967), Hugueney (1969), Aguilar (1974) y Adrover (1978) entre otros, consideran el primero y segundo molar tanto inferiores como superiores como un elemento único, puesto que su separación traía numerosas dificultades. Aunque de Bruijn & Mein (1968) y Hugueney (1969) hablan de distinguir entre M¹ y M² y entre M₁ y M₂ en *Heteroxerus*, utilizan M^{1,2} y M_{1,2} en conjunto para comparar las distintas especies entre sí.

En el comienzo de nuestro estudio nos encontramos con la dificultad de distinguir especies en yacimientos que presentaban una gran dispersión en cuanto a las medidas de longitud y anchura de los molares, como por ejemplo en M₁ y M₂ de Valalto 2C y Las Planas 4A.



Figs. 3 y 4. Diagramas de Longitud(L)/Anchura(W) de los yacimientos de Valalto 2C (Fig. 3) y Las Planas 4A (Fig. 4). Se observa la efectividad de la separación en M₁ y M₂ para distinguir las especies *Heteroxerus rubricati* y *H. grivensis*.

En la Fig. 3 pueden verse los diagramas de dispersión de las medidas longitud y anchura del yacimiento de Valalto 2C y en la Fig. 4 los de Las Planas 4A.

El nuevo método consiste en separar ambos elementos, tanto del maxilar como de la mandíbula. Los resultados obtenidos facilitarán la separación entre especies puesto que poblaciones de *Heteroxerus* que se consideraban heterogéneas, pero imposibles de ser separadas debido al significativo solapamiento de los datos, al considerar M1 y M2 por separado, este solapamiento disminuye e incluso desaparece como se puede observar en los diagramas de dispersión de la Fig. 3. Lo que en un principio podríamos considerar como una población con alta dispersión (Fig. 3a), vemos que se trata de dos poblaciones si consideramos M₁ (Fig. 3b) y M₂ (Fig. 3c) por separado. Los criterios seguidos para separar M¹ de M² y M₁ de M₂ se apoyan en el estudio de series dentarias completas de la especie actual, *Atlantoxerus getulus* (L., 1758) ya que los molares de *Atlantoxerus* son de morfología similar a los de *Heteroxerus* y presentan cuatro cúspides principales y de tres a cuatro crestas transversales.

En las Láminas 9 y 10 podemos observar la dentición superior e inferior de la ardilla terrestre actual de Africa Septentrional, *Atlantoxerus getulus* y los de la especie de ardilla arborícola actual, *Sciurus vulgaris*, respectivamente.

Separación de M¹ y M²

M¹ es rectangular. El anterolofio es completo y largo, con anterocónulo y un grueso parastilo. El metalofio es transverso. El posterolofio disminuye de altura a partir del hipocónido.

M² es más ancho y largo que M¹. El rectángulo se abre hacia la parte postero-labial y este ángulo se encuentra proyectado hacia atrás. El metalofio es diagonal. El postero-lofio es de mayor altura que el del M¹.

Los caracteres básicos que nos permiten separar ambos elementos de la dentición superior son los siguientes:

- 1) La diagonalidad del metalofio: M¹ presenta el metalofio paralelo o subparalelo al protofio y posterolofio, M² tiene el metalofio inclinado hacia la parte posterior formando un ángulo agudo con el protofio, se hace subparalelo al posterolofio porque éste tiende a inclinarse también hacia la parte posterior.
- 2) Longitud del metalofio: en general es más largo en M².
- 3) El tamaño: M¹ tiene menor superficie que M². En general M¹ es de menor longitud que M².

Como caracteres secundarios, que en algunas poblaciones llegan a ser relevantes tenemos los siguientes:

- 4) La distancia paracono-metacono: es un carácter derivado de la diagonalidad del metalofio, pero hay casos en que esta diagonalidad es difícil de observar, pues el metalofio puede ser muy corto. En M¹ esta distancia es menor que en M².
- 5) Anchura del valle central: es otro carácter derivado de la diagonalidad del metalofio que a veces resulta más claro que el mencionado carácter. En M¹ la anchura y amplitud del valle central es menor que en M².
- 6) Proyección delantera del anterocónulo: en algunos casos se puede observar que en M¹ el anterocónulo está proyectado hacia la parte anterior y en M² el anterocónulo se encuentra prácticamente dentro del mismo plano que paracono y protocono. Este carácter se utiliza raramente.
- 7) Forma de la cara posterior: en general M¹ presenta la cara posterior lisa o ligeramente convexa hacia la parte posterior y M² la presenta lisa o ligeramente cóncava.
- 8) Dimensiones de las facetas de desgaste: cuando el molar está muy desgastado, las

facetas de desgaste están mejor desarrolladas. Se puede apreciar un desarrollo desigual entre las facetas de desgaste de M^1 y M^2 . Las de M^1 son más pequeñas que las de M^2 ; es especialmente la de la cara posterior de ambos molares, mayor en M^2 que en M^1 .

El hallazgo de un maxilar izquierdo, portador de D^4 , M^1 , M^2 , M^3 de *Atlantoxerus* en Valalto 2C, nos permite confirmar que la utilización de los criterios mencionados es acertada. M^1 es corto y estrecho con respecto a M^2 . El metalofo de M^1 es prácticamente paralelo al protolofo aunque forma un pequeño ángulo. En M^2 el ángulo que forman protolofo y metalofo es claramente mayor. Se puede observar también que la distancia que separa el paracono del metacono es más grande en M^2 .

Separación de M_1 y M_2

M_2 es más romboidal que M_1 . Morfológicamente M_2 se asemeja a M_1 diferenciándose por su mayor longitud y anchura y por la forma. En M_2 la parte anterior es relativamente más ancha que en M_1 . Se aprecia también una ligera diferencia en la longitud de las crestas, más largas en M_2 que en M_1 .

Los caracteres básicos que nos permiten separar ambos elementos de la dentición inferior son:

- 1) La anchura de la parte anterior: M_2 presenta la parte anterior más ancha que la posterior y más ancha que la de M_1 .
- 2) La longitud del entolofido: es más largo en M_2 que en M_1 .
- 3) Forma de la cara posterior: la parte posterior de M_1 es recta o redondeada, en M_2 es generalmente redondeada en su ángulo postero-lingual y angulosa en el postero-labial.
- 4) Amplitud del valle central: en general el valle central es más amplio en M_2 .
- 5) Desarrollo de las facetas de desgaste: en M_2 tanto la faceta de desgaste anterior como la posterior alcanzan el mismo desarrollo y son más largas que en M_1 , la faceta de desgaste anterior de M_1 es más corta que la posterior.

En Valdemoros 1A se conserva una mandíbula izquierda de *Heteroxerus* con P_4 , M_1 , M_2 , M_3 . Esto nos permite constatar los criterios de separación entre M_1 y M_2 pues puede verificarse que M_2 es más ancho que M_1 y la anchura de la parte anterior es mayor que la posterior. Las facetas de desgaste alcanzan el mismo desarrollo tanto en la parte anterior como en la posterior de M_2 . En M_1 la faceta de desgaste posterior está más desarrollada que la anterior. Otra diferencia difícil de observar en molares aislados es la de la posición del metacónido; en esta mandíbula se ve claramente que en M_2 ocupa una posición más anterior que en M_1 .

Histogramas de frecuencias (Fig. 49-56) — Se han elaborado para mostrar de forma gráfica la efectividad de la separación entre los primeros y los segundos molares, así como las medidas absolutas de las poblaciones de *Heteroxerus* de la fosa de Calatayud-Montalbán.

Para comprobar nuestras observaciones efectuadas en los molares aislados, tanto superiores como inferiores hemos estudiado una muestra de la ardilla de tierra actual *Atlantoxerus getulus*. Los histogramas elaborados a partir de las medidas de los molares de diez cráneos de *Atlantoxerus getulus* corroboran las hipótesis que nos han ayudado en la separación de M^1 y M^2 aislados como se puede observar en las Fig. 5 y 6.

Diagramas de dispersión lineal

Las medidas de los molares, nos permitieron, desde un principio, intuir que había diferentes especies de Sciuridae en la fosa de Calatayud-Montalbán. La distribución de estas medidas siguiendo un orden temporal ha sido expresada en las Fig. 7-16.

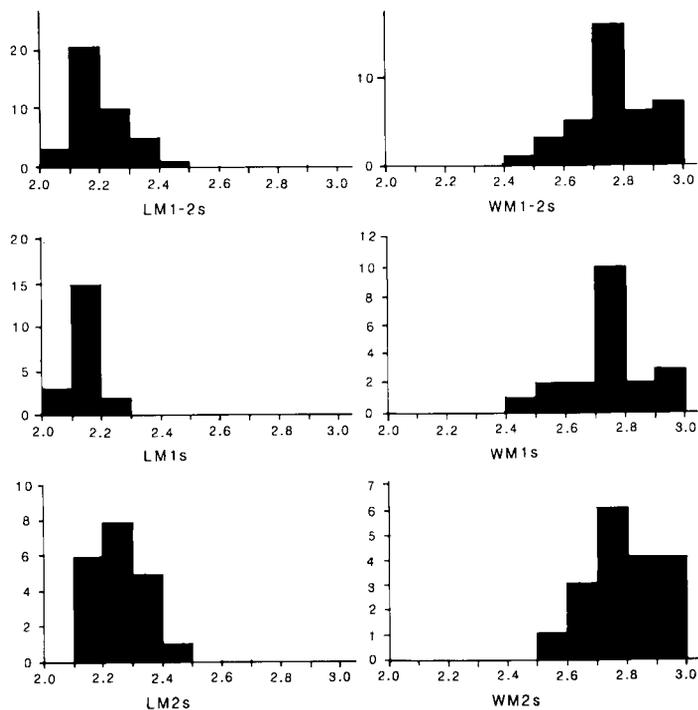


Fig. 5. Histogramas de frecuencia para la longitud y anchura de $M^{1,2}$, M^1 y M^2 de *Atlantoxerus getulus*.

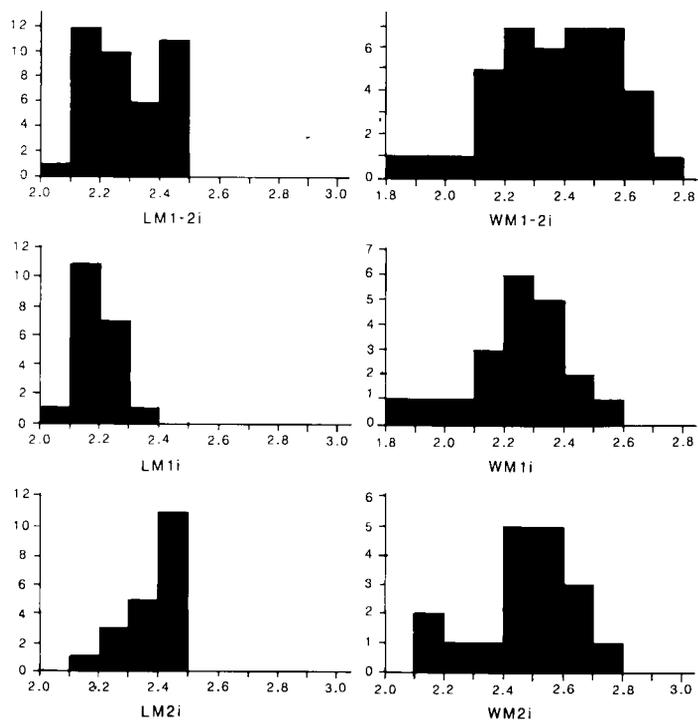


Fig. 6. Histogramas de frecuencia para la longitud y la anchura de $M_{1,2}$, M_1 y M_2 de *Atlantoxerus getulus*.

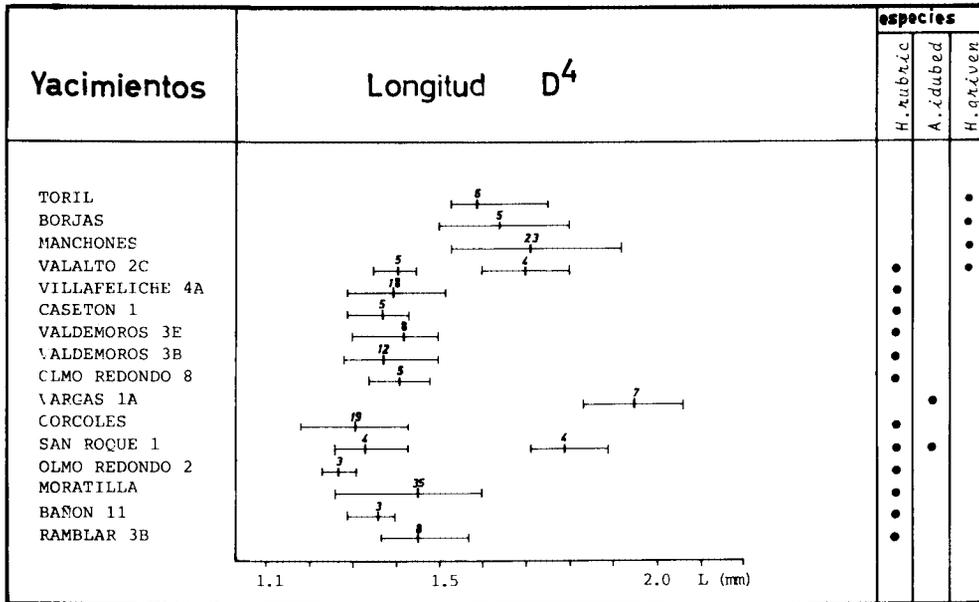


Fig. 7. Diagramas de dispersión lineal de D^4 de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

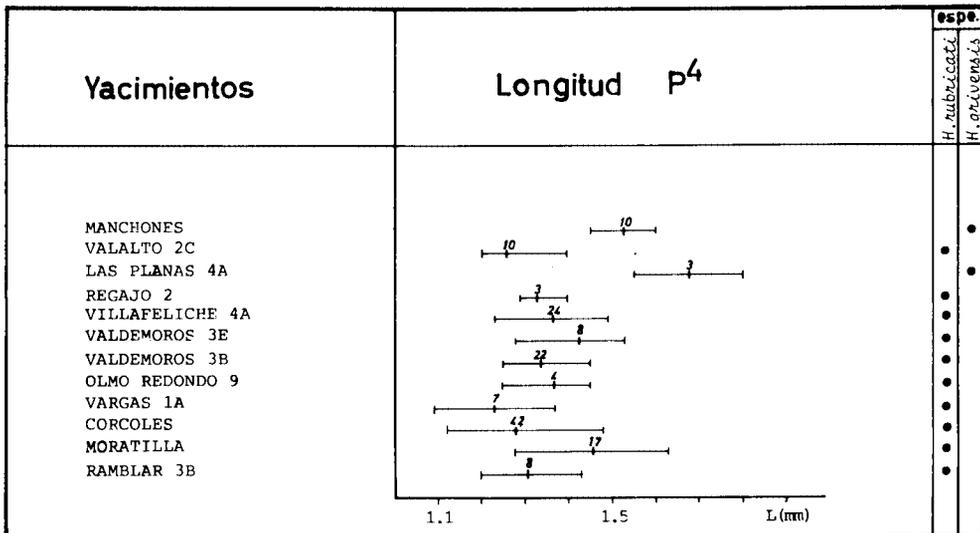


Fig. 8. Diagramas de dispersión lineal de P^4 de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

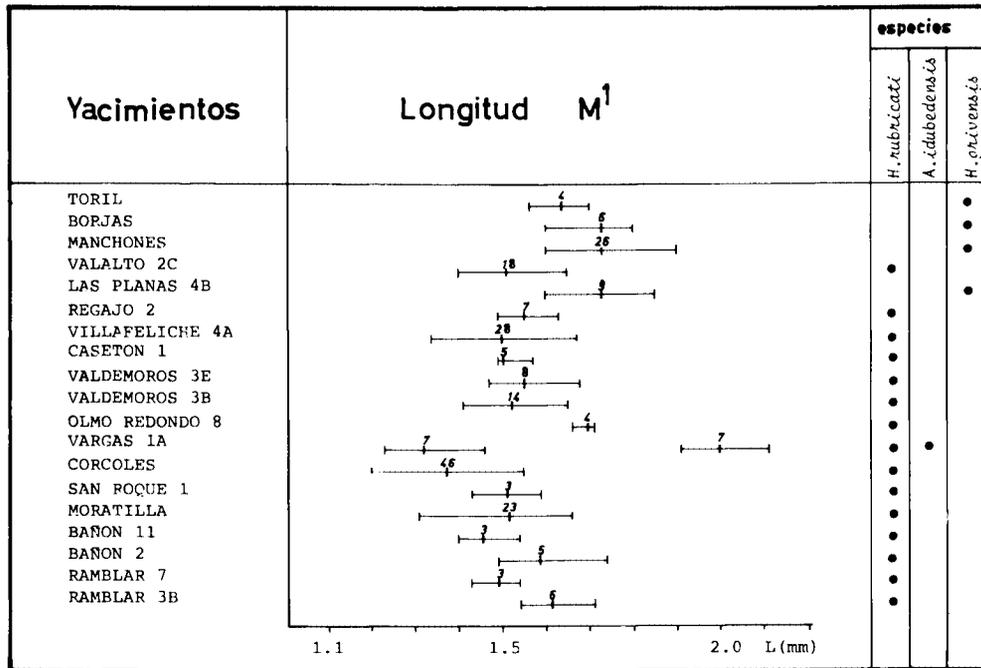


Fig. 9. Diagramas de dispersión lineal de M¹ de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

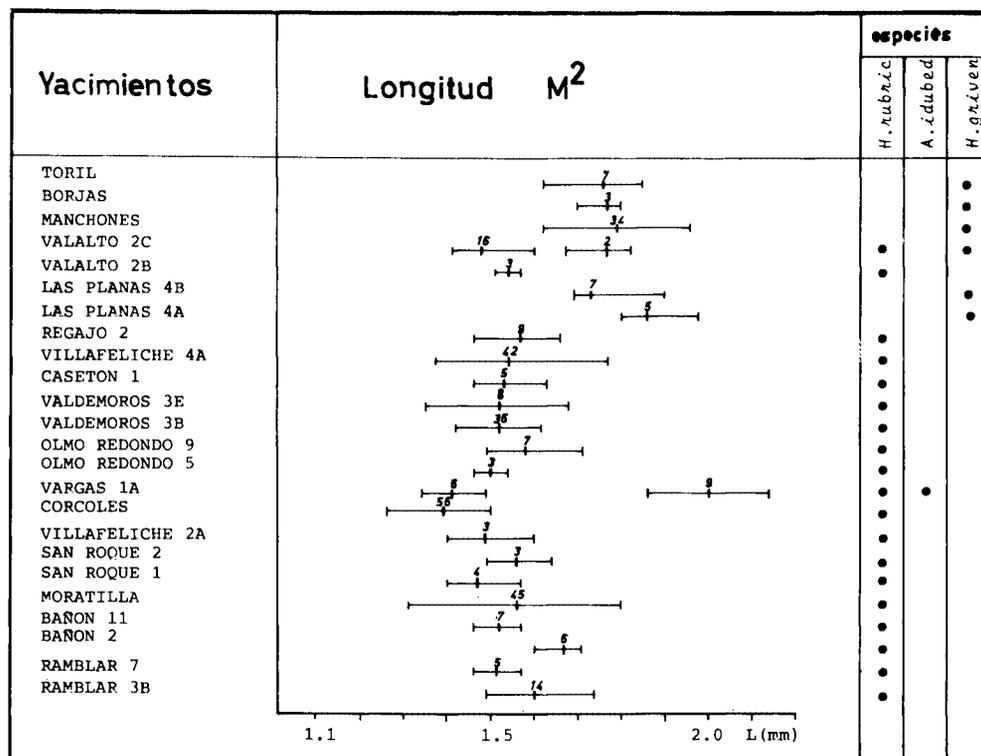


Fig. 10. Diagramas de dispersión lineal de M² de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

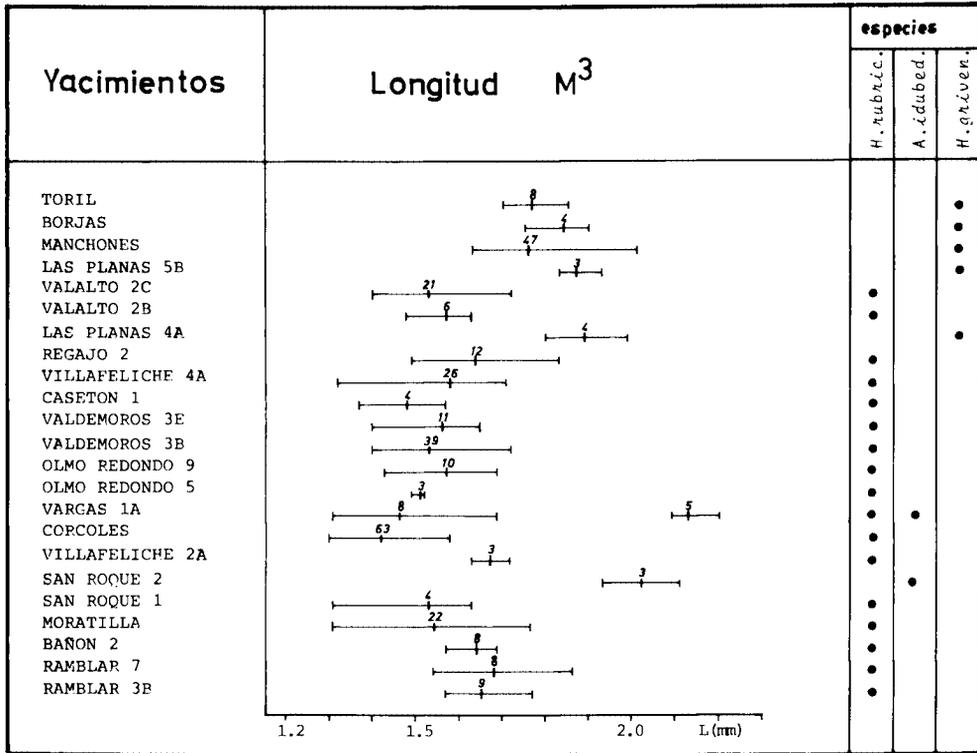


Fig. 11. Diagramas de dispersión lineal de M^3 de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

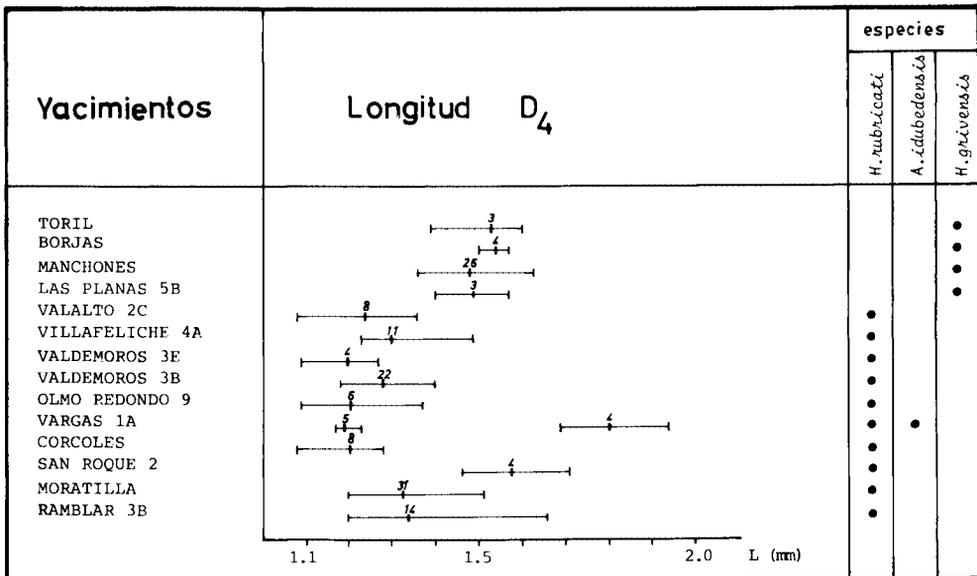


Fig. 12. Diagramas de dispersión lineal de D_4 de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

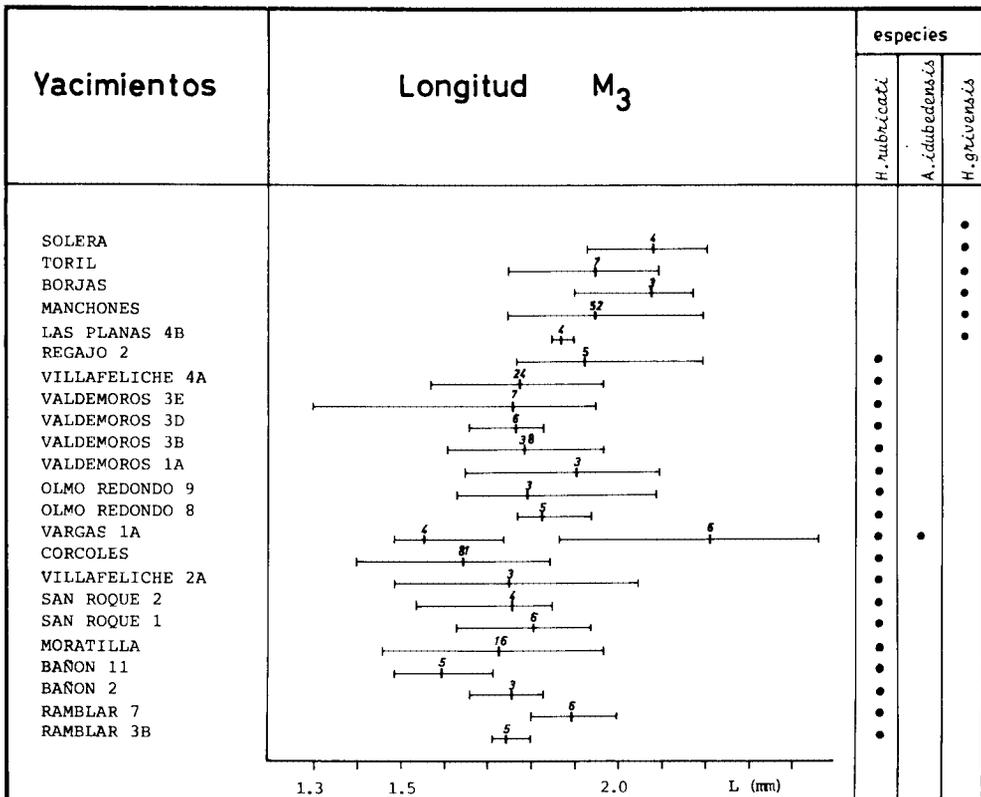
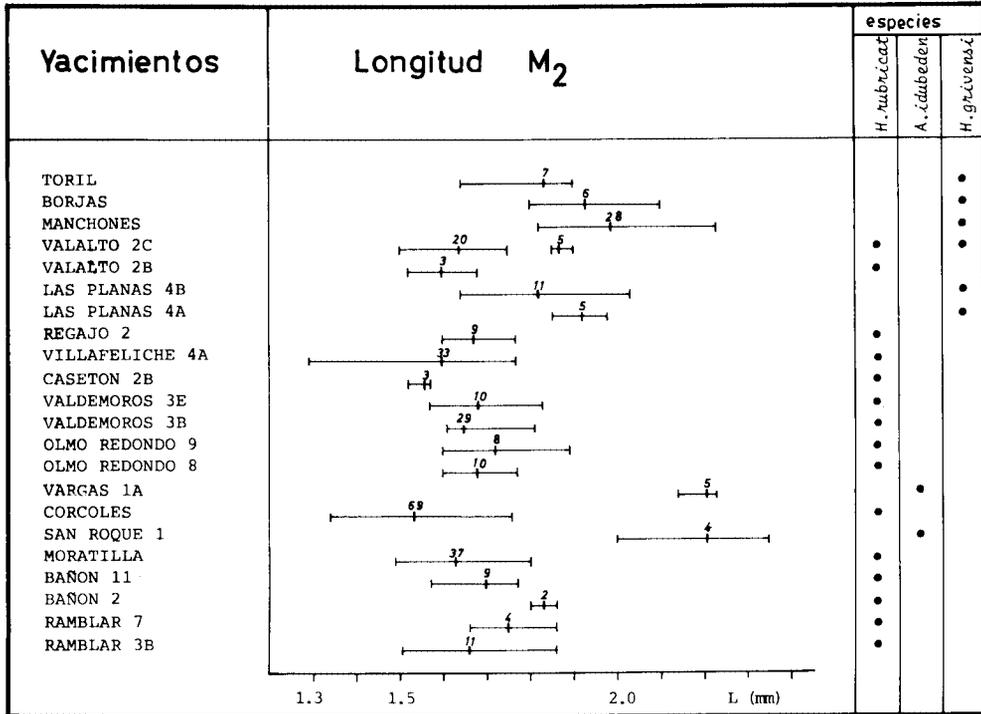


Fig. 15. Diagramas de dispersión lineal de M_2 de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

Fig. 16. Diagramas de dispersión lineal de M_3 de los Xerini de la fosa de Calatayud-Montalbán.

Indices de relación premolares/molares

En este apartado se pretende mostrar la variación de tamaño de los dientes de leche y de los premolares con respecto a los molares.

Indice D^4/P^4

	Yacimientos	Longitud	Anchura
<i>Heteroxerus rubricati</i>	Valalto 2C	1.08	0.86
	Villafeliche 4A	1.03	0.87
	Valdemoros 3E	1.00	0.79
	Valdemoros 3B	1.03	0.84
	Córcoles	1.00	0.85
	Moratilla 1	0.98	0.89
	Ramblar 3B	1.12	0.97
<i>Heteroxerus grivensis</i>	Manchones	1.13	0.96
<i>Atlantoxerus idubedensis</i>	Vargas 1A	1.09	0.92
<i>Atlantoxerus getulus</i>	Actual	0.98	0.84
<i>Aragoxerus ignis</i>	Ramblar 7	—	0.76

En resumen — *Heteroxerus rubricati* presenta un índice de relación D^4/P^4 tanto para la longitud como para la anchura casi constante, a excepción del yacimiento de Ramblar 3B, los valores oscilan entre 0.98 y 1.08 para la longitud y entre 0.79 y 0.89 para la anchura. En Ramblar 3B el D^4 es algo más largo y ancho que P^4 .

Heteroxerus grivensis presenta el D^4 más grande con respecto al P^4 que en *Heteroxerus rubricati* a excepción del *H. rubricati* de Ramblar 3B.

En *Atlantoxerus idubedensis* el D^4 es también mayor con respecto al P^4 . En la especie actual *Atlantoxerus getulus*, la relación de tamaños se asemeja más a la de *H. rubricati*.

De *Aragoxerus ignis* contamos con un material muy escaso pero se puede resaltar que el D^4 es pequeño con relación al P^4 .

Para realizar estos índices hemos tomado casos con número N mayor que 5 excepto para *A. idubedensis* (N P^4 = 1), *A. ignis* (N D^4 = 1) y *A. getulus* (N D^4 = 4).

Indice P^4/M^1

	Yacimientos	Longitud	Anchura
<i>Heteroxerus rubricati</i>	Valalto 2C	0.85	0.89
	Villafeliche 4A	0.90	0.89
	Valdemoros 3E	0.89	0.87
	Valdemoros 3B	0.88	0.84
	Córcoles	0.95	0.90
	Moratilla 1	0.98	0.87
	Ramblar 3B	0.81	0.77
<i>Heteroxerus grivensis</i>	Manchones	0.87	0.83
<i>Atlantoxerus idubedensis</i>	Vargas 1A	0.89	0.80
<i>Aragoxerus ignis</i>	Ramblar 7	0.78	0.73
<i>Atlantoxerus getulus</i>	Actual	0.82	0.73

En resumen — La relación P^4/M^1 oscila entre 0.81 y 0.98 para la longitud y entre 0.77 y 0.90 para la anchura de *H. rubricati*, *H. grivensis* y *A. idubedensis*. La relación P^4/M^1 es algo diferente en *A. getulus* y *A. ignis*. En estas dos especies se puede ver que el P^4 está más reducido en relación con el M^1 que en las especies anteriores. En Ramblar 3B se sigue observando una diferencia notable de *H. rubricati* con respecto al de los demás yacimientos. Se han tomado datos con $N > 5$ excepto para *H. idubedensis* ($N P^4 = 1$) y *A. ignis* ($N P^4 = 2$ y $N M^1 = 1$).

Índice P^4/M^2

	Yacimientos	Longitud	Anchura
<i>Heteroxerus rubricati</i>	Valalto 2C	0.86	0.89
	Villafeliche 4A	0.87	0.86
	Valdemoros 3E	0.93	0.95
	Valdemoros 3B	0.89	0.88
	Córcoles	0.94	0.90
	Moratilla 1	0.94	0.84
	Ramblar 3B	0.81	0.80
<i>Heteroxerus grivensis</i>	Manchones	0.85	0.80
<i>Atlantoxerus idubedensis</i>	Vargas 1A	0.89	0.82
<i>Aragoxerus ignis</i>	Ramblar 7	0.70	0.80
<i>Atlantoxerus getulus</i>	Actual	0.78	0.73

En resumen — Se puede apreciar que P^4 es de tamaño relativamente grande con respecto al M^2 en *H. rubricati*, *H. grivensis*, *A. idubedensis* y en la anchura de *A. ignis*. Se reduce considerablemente en la anchura con respecto a la del M^2 en *A. ignis* y es considerablemente más pequeño que M^2 en la especie actual *A. getulus*.

Todas las relaciones han sido tomadas con datos en número $N > 5$, a excepción de *A. idubedensis* ($N P^4 = 1$) y *A. ignis* ($N P^4 = 2$ y $N M^2 = 2$).

Índice D_4/P_4

	Yacimiento	Longitud	Anchura
<i>Heteroxerus rubricati</i>	Valalto 2C	0.91	0.82
	Villafeliche 4A	0.99	0.78
	Valdemoros 3B	0.96	0.84
	Córcoles	0.89	0.80
	Moratilla 1	0.97	0.92
	Ramblar 3B	0.99	0.75
<i>Heteroxerus grivensis</i>	Manchones	0.90	0.81
<i>Atlantoxerus idubedensis</i>	Vargas 1A	0.69	0.60
<i>Atlantoxerus getulus</i>	Actual	0.88	0.81

En resumen — Se puede apreciar que la relación de tamaños es prácticamente igual para *H. rubricati* y *H. grivensis*. *A. getulus* presenta una reducción del D_4 con respecto al P_4 que en *A. idubedensis* se hace aún más marcada. A excepción de *A. idubedensis* ($N P_4 = 4$) y *A. getulus* ($N D_4 = 1$) todos los datos han sido tomados cuando $N > 5$.

Índice P_4/M_1

	Yacimiento	Longitud	Anchura
<i>Heteroxerus rubricati</i>	Valalto 2C	0.85	0.84
	Villafeliche 4A	0.86	0.90
	Valdemoros 3E	0.89	0.86
	Valdemoros 3B	0.84	0.87
	Córcoles	0.88	0.85
	Moratilla 1	0.87	0.83
	Ramblar 7	0.88	0.82
	Ramblar 3B	0.89	0.81
<i>Heteroxerus grivensis</i>	Manchones	0.83	0.85
<i>Atlantoxerus idubedensis</i>	Vargas 1A	0.90	0.87
<i>Aragoxerus ignis</i>	Ramblar 7	0.53	0.74
<i>Atlantoxerus getulus</i>	Actual	0.74	0.67

En resumen — Los índices de relación son similares para *H. rubricati*, *H. grivensis* y *A. idubedensis*. El P_4 presenta una reducción notable con respecto al M_1 en *A. ignis* y *A. getulus*. Excepto para *A. idubedensis* ($N P_4 = 4$) y *A. ignis* ($N P_4 = 1$ y $N M_1 = 3$) los datos han sido tomados para valores de $N > 5$.

Índice P_4/M_2

	Yacimientos	Longitud	Anchura
<i>Heteroxerus rubricati</i>	Valalto 2C	0.82	0.78
	Villafeliche 4A	0.90	0.83
	Valdemoros 3E	0.86	0.79
	Valdemoros 3B	0.79	0.80
	Córcoles	0.85	0.79
	Moratilla 1	0.85	0.73
	Bañón 11A	0.81	0.69
	Ramblar 3B	0.85	0.75
<i>Heteroxerus grivensis</i>	Manchones	0.82	0.81
<i>Atlantoxerus idubedensis</i>	Vargas 1A	0.88	0.79
<i>Aragoxerus ignis</i>	Ramblar 7	0.48	0.70
<i>Atlantoxerus getulus</i>	Actual	0.71	0.61

En resumen — La relación del P_4 con el M_2 es similar a la que se observa para con el M_1 pero presenta una reducción mayor en *A. ignis* y *A. getulus*. Excepto para *A. ignis* ($N P_4 = 1$ y $N M_2 = 2$) todos los datos han sido tomados para $N > 5$.

Coeficiente de variación (V')

Freudenthal & Cuenca Bescós (1984) definen un nuevo coeficiente de variación para estudiar la variabilidad y homogeneidad de muestras de poblaciones de roedores fósiles. Dicho coeficiente está basado en el rango (diferencia entre el valor máximo y mínimo) que a su vez depende directamente de los especímenes tomados en la muestra.

El coeficiente de variación V' se obtiene mediante la fórmula:
$$V' = \frac{100 R}{M}$$

en donde R es el rango y M es el punto medio entre los valores máximo y mínimo.

Se ha calculado este índice para las poblaciones de *Heteroxerus rubricati*, *Heteroxe-*

rus grivensis, *Atlantoxerus idubedensis* y se ha hecho también un estudio del coeficiente de variación de otras poblaciones de Sciuridae estudiadas por distintos autores. En general se han tomado poblaciones cuyo número de medidas $N > 5$, salvo algunas excepciones que se especificarán en su momento. En las tablas siguientes se exponen los resultados obtenidos:

Heteroxerus rubricati

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
D ⁴								
Ramblar 3B	8	0.20	1.47	13.60	8	0.28	1.54	18.18
Moratilla 1	35	0.34	1.43	23.78	35	0.37	1.55	23.87
Córcoles	19	0.25	1.31	19.08	18	0.30	1.35	22.22
Olmo Redondo 8	5	0.14	1.41	9.93	5	0.21	1.61	13.04
Valdemoros 3B	12	0.22	1.39	15.83	12	0.29	1.34	21.64
Valdemoros 3E	8	0.20	1.40	14.29	7	0.20	1.50	13.33
Casetón 1A	5	0.14	1.36	10.29	6	0.09	1.39	7.61
Villafeliche 4A	18	0.23	1.41	16.31	18	0.37	1.47	25.17
Valalto 2C	5	0.10	1.40	7.14	6	0.15	1.42	10.56
P ⁴								
Ramblar 3B	8	0.23	1.31	17.55	8	0.30	1.59	18.86
Moratilla 1	17	0.35	1.45	24.13	17	0.28	1.74	16.09
Córcoles	42	0.36	1.30	27.69	45	0.20	1.58	12.65
Vargas 1A	7	0.28	1.23	22.76	6	0.45	1.48	30.40
Valdemoros 3B	22	0.20	1.35	14.81	22	0.40	1.60	25.00
Valdemoros 3E	8	0.25	1.40	17.85	8	0.20	1.78	11.23
Villafeliche 4A	24	0.26	1.36	19.11	21	0.34	1.69	20.11
Valalto 2C	10	0.20	1.30	15.38	9	0.28	1.66	16.86
M ¹								
Ramblar 3B	6	0.17	1.62	10.49	6	0.37	2.06	17.96
Bañón 2	5	0.26	1.62	16.04	5	0.29	1.91	15.18
Moratilla 1	23	0.35	1.48	23.64	23	0.46	2.00	23.00
Córcoles	46	0.35	1.37	25.54	46	0.41	1.76	23.29
Vargas 1A	5	0.23	1.34	17.16	5	0.23	1.82	12.63
Valdemoros 3B	14	0.24	1.53	15.68	14	0.20	1.90	10.52
Valdemoros 3E	8	0.21	1.57	13.37	8	0.27	2.03	13.30
Casetón 1A	5	0.08	1.53	5.22	5	0.20	1.96	10.20
Villafeliche 4A	28	0.33	1.50	22.00	28	0.50	1.89	26.45
Regajo 2	7	0.14	1.56	8.97	7	0.12	1.95	6.15
Valalto 2C	18	0.25	1.52	16.44	18	0.32	1.86	17.20
M ²								
Ramblar 3B	14	0.25	1.61	15.52	14	0.46	2.00	23.00
Ramblar 7	5	0.11	1.51	7.28	5	0.22	2.00	11.00
Bañón 2	6	0.11	1.65	6.66	6	0.25	1.95	12.82
Bañón 11A	7	0.11	1.51	7.28	7	0.22	2.00	11.00
Moratilla 1	45	0.49	1.55	31.61	45	0.37	2.01	18.40
Córcoles	56	0.24	1.38	17.39	56	0.39	1.75	22.28
Vargas 1A	6	0.15	1.41	10.63	6	0.15	1.78	8.42
Olmo Redondo 9	7	0.22	1.60	13.75	7	0.22	1.60	13.75
Valdemoros 3B	36	0.20	1.52	13.15	36	0.25	1.82	13.73
Valdemoros 3E	8	0.33	1.51	21.85	8	0.24	1.85	12.97
Casetón 1A	5	0.17	1.54	11.03	5	0.29	1.91	15.18
Villafeliche 4A	42	0.40	1.57	25.47	42	0.32	1.96	16.32
Regajo 2	9	0.20	1.56	12.82	9	0.20	1.96	10.20
Valalto 2C	16	0.19	1.50	12.66	16	0.26	1.87	13.90

Heteroxerus rubricati (continuación)

Yacimientos	Longitud				Anchura				
	N	R	M	V'	N	R	M	V'	
D ₄	Ramblar 3B	14	0.46	1.43	32.16	14	0.36	2.06	17.47
	Moratilla 1	31	0.31	1.35	22.96	31	0.31	1.21	25.61
	Córcoles	8	0.20	1.18	16.94	9	0.32	2.04	15.68
	Vargas 1A	5	0.16	1.25	12.80	5	0.26	2.07	12.56
	Olmo Redondo 9	6	0.28	1.23	22.76	5	0.23	1.15	20.00
	Valdemoros 3B	22	0.22	1.29	17.05	23	0.43	2.12	20.28
	Villafeliche 4A	11	0.26	1.36	19.11	10	0.20	1.10	18.18
	Valalto 2C	8	0.28	1.22	22.95	8	0.28	2.04	13.72
P ₄	Ramblar 3B	7	0.32	1.44	22.22	7	0.40	1.34	29.85
	Ramblar 7	5	0.20	1.44	13.88	5	0.06	1.43	4.19
	Bañón 11A	5	0.17	1.34	12.68	5	0.43	1.21	35.53
	Moratilla 1	5	0.20	1.40	14.28	5	0.23	1.31	17.55
	Córcoles	33	0.24	1.32	18.18	35	0.28	1.24	22.58
	Valdemoros 3B	14	0.29	1.34	21.64	14	0.32	1.36	23.52
	Valdemoros 3E	9	0.12	1.46	8.21	9	0.18	1.36	13.23
	Villafeliche 4A	12	0.39	1.37	28.46	12	0.43	1.41	30.49
	Valalto 2B	7	0.21	1.38	15.21	6	0.12	1.26	9.52
	Valalto 2C	17	0.22	1.34	16.41	17	0.37	1.26	29.36
M ₁	Ramblar 3B	7	0.17	1.62	10.49	7	0.29	1.65	17.57
	Ramblar 7	7	0.26	1.64	15.80	7	0.26	1.64	15.85
	Moratilla 1	29	0.37	1.61	22.98	29	0.45	1.57	28.66
	San Roque 1	6	0.30	1.75	17.40	6	0.19	1.68	11.30
	San Roque 2	5	0.15	1.72	8.72	5	0.14	1.64	8.53
	Córcoles	88	0.36	1.50	24.00	88	0.44	1.46	30.13
	Olmo Redondo 9	7	0.14	1.64	8.53	7	0.14	1.64	8.53
	Valdemoros 3B	34	0.20	1.60	1.25	34	0.31	1.54	20.12
	Valdemoros 3D	5	0.26	1.53	16.99	5	0.20	1.60	12.50
	Valdemoros 3E	13	0.32	1.64	19.51	13	0.38	1.59	23.89
	Villafeliche 4A	44	0.46	1.60	28.75	44	0.40	1.57	25.47
	Regajo 2	9	0.20	1.67	11.97	9	0.20	1.67	11.97
	Valalto 2C	16	0.17	1.68	10.11	16	0.20	1.50	13.33
M ₂	Ramblar 3B	11	0.35	1.68	20.83	11	0.31	1.78	17.41
	Bañón 11A	9	0.20	1.67	11.97	9	0.26	1.76	14.77
	Moratilla 1	37	0.31	1.64	18.90	37	0.57	1.79	31.84
	Córcoles	69	0.43	1.55	27.74	69	0.46	1.57	29.29
	Olmo Redondo 8	10	0.17	1.68	10.11	10	0.26	1.84	14.13
	Olmo Redondo 9	8	0.29	1.74	16.66	8	0.34	1.80	18.88
	Valdemoros 3B	29	0.20	1.71	11.69	29	0.28	1.64	17.07
	Valdemoros 3E	10	0.26	1.70	15.29	10	0.25	1.72	14.53
	Villafeliche 4A	33	0.48	1.53	31.37	33	0.42	1.70	24.70
	Regajo 2	9	0.17	1.68	10.11	9	0.20	1.79	11.17
	Valalto 2C	25	0.40	1.70	23.52	25	0.50	1.75	28.57

Observaciones — A excepción de D⁴ de Casetón 1A y M¹ de Regajo 2, los valores para *H. rubricati* oscilan entre 10 y 27. Los valores más pequeños coinciden con los N menores.

Heteroxerus grivensis

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
D ⁴ Valalto 2C	4	0.20	1.70	11.76	5	0.35	1.73	20.23
Manchones	23	0.49	1.73	28.32	21	0.39	1.71	22.81
Borjas	5	0.30	1.65	18.18	5	0.30	1.65	18.18
Toril 1	6	0.22	1.64	13.41	4	0.23	1.59	14.47
P ⁴ Manchones	10	0.15	1.53	9.80	10	0.30	1.81	16.57
M ¹ Manchones	26	0.30	1.75	17.14	26	0.41	2.19	18.72
Borjas	6	0.20	1.70	11.76	6	0.30	2.25	13.33
M ² Las Planas 4A	5	0.18	1.89	9.52	5	0.24	2.17	11.06
Las Planas 4B	6	0.21	1.80	11.67	6	0.24	2.17	11.06
Manchones	36	0.34	1.79	18.99	34	0.37	2.27	16.30
Toril 1	6	0.23	1.74	13.22	7	0.30	2.25	13.33
D ₄ Manchones	26	0.27	1.50	18.00	25	0.36	1.41	25.53
P ₄ Manchones	20	0.44	1.66	26.51	20	0.45	1.58	28.48
M ₁ Las Planas 4B	6	0.42	1.79	23.46	6	0.30	1.75	17.14
Valalto 2C	6	0.28	1.92	14.58	6	0.36	1.88	19.15
Manchones	22	0.39	2.00	19.50	22	0.50	1.85	27.03
Borjas	8	0.24	1.87	12.83	8	0.22	1.84	11.96
Toril 1	8	0.19	1.81	10.50	8	0.25	1.81	13.81
M ₂ Las Planas 4B	11	0.39	1.84	21.20	11	0.40	1.85	21.62
Valalto 2C	5	0.05	1.88	2.66	5	0.20	1.90	10.53
Manchones	28	0.41	2.03	20.20	28	0.39	1.96	19.90
Borjas	6	0.30	1.95	15.39	6	0.15	1.90	7.89
Toril 1	7	0.26	1.77	14.69	7	0.32	1.84	17.39

Observaciones — Los valores de V' para longitud y anchura de *H. grivensis* oscilan entre 9 y 28.

Atlantoxerus idubedensis

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
D ⁴ Vargas 1A	7	0.23	1.95	11.79	7	0.32	1.87	17.11
M ¹ Vargas 1A	7	0.20	2.01	9.95	7	0.34	2.74	13.39
M ² Vargas 1A	9	0.28	2.00	14.00	9	0.51	2.39	20.48
D ₄ Vargas 1A	6	0.25	1.82	13.74	6	0.14	1.47	9.72
M ₁ Vargas 1A	8	0.26	2.13	2.21	8	0.28	2.17	12.90
M ₂ Vargas 1A	5	0.09	2.19	4.11	4	0.28	2.37	11.81

Observaciones — Los valores de V' para longitud y anchura de *A. idubedensis* oscilan entre 9 y 20, excepto para M₁ y M₂.

Comparación con V' de otras poblaciones de *Heteroxerus* estudiadas por los distintos autores — De Bruijn (1967) estudia *H. rubricati* y *H. grivensis* de algunos yacimientos de la fosa de Calatayud-Montalbán. Hemos hayado el coeficiente de variación V' sobre los datos proporcionados por el autor.

Heteroxerus rubricati

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
D ⁴ Valdemoros 3B	10	0.17	1.39	12.23	10	0.35	1.41	24.82
P ⁴ Munebrega 1	13	0.29	1.62	17.90	13	0.29	1.82	15.93
Valdemoros	20	0.18	1.35	13.33	20	0.43	1.52	26.54
M ^{1,2} Munebrega 1	19	0.39	1.53	25.49	19	0.50	1.93	25.91
Torralba 1	9	0.21	1.58	13.29	9	0.18	1.95	9.23
Villafeliche 2A	5	0.24	1.49	16.11	5	0.32	1.81	17.68
Valdemoros 3B	50	0.21	1.51	13.91	50	0.25	1.85	13.51
D ₄ Valdemoros 3B	10	0.42	1.12	37.50	10	0.10	1.00	10.00
P ₄ Munebrega 1	11	0.35	1.41	24.82	11	0.28	1.30	21.54
Valdemoros 3B	20	0.17	1.32	12.88	20	0.25	1.25	20.00
M _{1,2} Munebrega 1	18	0.46	1.56	29.49	18	0.67	1.71	39.18
Torralba 1	7	0.21	1.62	12.96	7	0.28	1.65	16.97
Villafeliche 4	7	0.25	1.60	15.63	7	0.29	1.62	17.90
Valdemoros 3B	60	0.28	1.58	17.72	60	0.32	1.56	20.51

Heteroxerus grivensis

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
D ⁴ Manchones	20	0.35	1.69	20.71	20	0.25	1.67	14.97
P ⁴ Manchones	20	0.28	1.58	17.72	20	0.38	1.95	19.49
M ^{1,2} Armantes 7	7	0.22	1.79	12.29	7	0.21	2.22	9.46
Manchones	50	0.15	1.78	8.43	50	0.46	2.23	20.63
D ₄ Manchones	20	0.28	1.47	19.05	20	0.28	0.98	28.57
P ₄ Manchones	20	0.32	1.56	20.51	20	0.42	1.26	33.33
M _{1,2} Armantes 7	11	0.21	1.94	10.82	11	0.35	1.94	18.04
Manchones	50	0.35	1.90	18.42	50	0.35	1.85	28.65

En Las Planas 4A y Las Planas 4B, de Bruijn (1967) encuentra una población heterogénea de *Heteroxerus*, difícil de separar, por lo que el autor la denomina *H. div. sp. indet.* (de Bruijn une las faunas de ambos niveles en Las Planas 4).

Heteroxerus div. sp. indet.

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
M ^{1,2} Las Planas 4A+4B	10	0.25	1.81	13.81	10	0.35	2.15	16.28
M _{1,2} Las Planas 4A+4B	24	0.81	1.85	43.78	24	0.84	1.86	45.16

Hugueney (1969) estudia *Heteroxerus paulhiacensis* y *H. lavocati* de Coderet:

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
<i>Heteroxerus paulhiacensis</i>								
M ^{1,2} Coderet	43	0.19	1.40	13.57	43	0.27	1.59	16.98
P ₄ Coderet	11	0.14	1.09	12.84	11	0.17	1.09	15.60
M _{1,2} Coderet	54	0.29	1.40	20.71	54	0.30	1.44	20.83
<i>Heteroxerus lavocati</i>								
P ⁴ Coderet	18	0.28	1.34	20.90	18	0.38	1.58	24.05
M ^{1,2} Coderet	87	0.22	1.63	13.50	87	0.41	1.91	21.47
P ₄ Coderet	26	0.26	1.39	18.71	26	0.24	1.36	17.65
M _{1,2} Coderet	92	0.46	1.68	27.38	92	0.37	1.66	22.29

Lacomba (1983) estudia los micromamíferos del yacimiento kárstico de Molina de Aragón (Guadalajara). De las medidas dadas para *Heteroxerus huerzeleri* y *H. molinensis* hemos extraído el coeficiente de variación (V').

Yacimientos	Longitud				Anchura			
	N	R	M	V'	N	R	M	V'
<i>Heteroxerus cf. huerzeleri</i>								
D ⁴ Molina	6	0.20	1.45	13.79	6	0.35	1.43	24.48
P ⁴ Molina	25	0.20	1.40	14.29	25	0.30	1.65	18.18
M ^{1,2} Molina	61	0.30	1.60	18.75	61	0.50	1.95	25.64
D ₄ Molina	7	0.65	1.58	34.81	7	0.45	1.23	36.59
P ₄ Molina	22	0.25	1.53	16.34	22	0.30	1.35	22.22
M _{1,2} Molina	67	0.55	1.83	30.05	67	0.25	1.80	13.89
<i>Heteroxerus molinensis</i>								
P ⁴ Molina	7	0.20	1.70	11.76	7	0.25	2.03	12.32
M ^{1,2} Molina	11	0.35	2.08	16.83	11	0.25	2.53	9.88
P ₄ Molina	8	0.45	1.93	23.32	8	0.20	1.70	11.76
M _{1,2} Molina	15	0.15	2.08	7.21	15	0.20	2.30	8.70

Heteroxerus Stehlin & Schaub, 1951
(= *Xerus* Forsyth Major, 1893)

Especie tipo — *Xerus grivensis* Forsyth Major, 1893.

Diagnosis original — Véase Stehlin & Schaub, 1951, p. 358-359.

Diagnosis enmendada — *Heteroxerus* es un Xerini de talla media con molares rectangulares. La superficie oclusal presenta en los molares superiores cuatro cúspides principales entre las que se cuenta un hipocono bien desarrollado; metalofo incompleto, reducido, aislado o semiaislado del protocono y grandes cónulos, especialmente el metacónulo. En los molares inferiores se observan cuatro cúspides principales, con un desarrollo mayor de las anteriores pero con entocónido bien diferenciado. El metalófidio está en general reducido. De los cónulos sólo anteroconúlido e hipoconúlido están bien desarrollados. El cingulo anterior es característico de algunas especies de *Heteroxerus*. Los incisivos pueden presentar estrías longitudinales en número variable por su cara externa.

Diagnosis diferencial — El género *Heteroxerus* se distingue de los demás géneros de la tribu Xerini por las siguientes características:

- 1) metalofo incompleto que une el metacono a un grueso metacónulo;
- 2) ausencia de mesostilos en M¹ y M², y de mesocónidos, mesostílicos y crestas accesorias en general;
- 3) presencia del cíngulo anterior en algunas especies;
- 4) entolófidio bien desarrollado.

El género más afín es el género *Atlantoxerus*; se diferencia del mismo por el tamaño, mayor el de *Atlantoxerus*, y por la presencia de un cíngulo anterior bien desarrollado en *Heteroxerus*. Es frecuente observar pequeñas ornamentaciones en el sénido de *Atlantoxerus* que no son visibles en *Heteroxerus*.

Distribución temporal y geográfica — *Heteroxerus* es un género fósil, exclusivamente europeo, cuyas especies aparecen en el Oligoceno superior y desaparecen en el Mioceno superior (véase Fig. 45). En la Fig. 46 se puede observar la posición temporal relativa del género en la fosa de Calatayud-Montalbán.

Especies atribuidas al género

- Heteroxerus grivensis* (Forsyth Major, 1893)
Heteroxerus huerzeleri Stehlin & Schaub, 1951
Heteroxerus rubricati Crusafont, de Villalta & Truyols, 1955
Heteroxerus paulhiacensis Black, 1965
Heteroxerus vireti Black, 1965
Heteroxerus lavocati Hugueney, 1969
Heteroxerus molinensis Lacomba, 1984.

Observaciones — Se ponen en sinonimia dos especies de *Heteroxerus*:

- 1) *Heteroxerus huerzeleri* Stehlin & Schaub, 1951 es sinónimo de *Heteroxerus grivensis* Forsyth Major, 1893.
- 2) *Heteroxerus vireti* Black, 1965 es sinónimo de *Heteroxerus rubricati* Crusafont, de Villalta & Truyols, 1955.

Utilizaremos los nombres de *Heteroxerus grivensis* y *Heteroxerus rubricati* por ser los primeros que se designaron para estas especies, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Las razones por las que se han sinonimizado estas especies serán expuestas en los apartados correspondientes a la descripción de ambas especies.

Heteroxerus rubricati Crusafont, de Villalta & Truyols, 1955

Lám. 1, fig. B-D, Lám. 2, fig. A-D, Lám. 3, fig. A.

- pars 1951 *Heteroxerus huerzeleri* gen. nov., sp. nov. – Stehlin & Schaub, p. 15, fig. 8.
 1951 *Heteroxerus huerzeleri* gen. nov., sp. nov. – Stehlin & Schaub, p. 200, fig. 300.
 1955 *Heteroxerus rubricati* sp. nov. – Crusafont, de Villalta & Truyols, p. 135, fig. 28.
 1958 *Heteroxerus huerzeleri* – Mein, p. 65-67, fig. 90-93.
 1965 *Heteroxerus vireti* sp. nov. – Black, p. 189, fig. 3 (A-L).
 1967 *Heteroxerus rubricati* – de Bruijn, p. 317, lám. 7, fig. 1, 2, lám. 8, fig. 1, 2.
 1977 *Heteroxerus vireti* – Antunes & Mein, p. 333, lám. 1, fig. 2-2', 3-3' y 4-4'.
 1978 *Heteroxerus vireti* – Adrover, p. 29, lám. 4, fig. 4-8.

De Bruijn (1967) propone una diagnosis enmendada y una diagnosis diferencial para

Heteroxerus rubricati en base a las formas del área de Calatayud y Villafeliche. Nosotros proponemos una diagnosis enmendada y una diagnosis diferencial diferentes a las del mencionado autor.

Diagnosis enmendada — *Heteroxerus* de tamaño mediano, con el metalofo incompleto, libre o unido al posterolofo y un grueso hipocónulo en M^1 y M^2 . Los molares inferiores presentan el cíngulo anterior inexistente, reducido, a bien desarrollado. A excepción del M_3 el entoléfido es completo en los molares inferiores. El metaléfido es inexistente o completo. El sérido es profundo y diagonal, sin mesocónido. Raramente se observa mesostílido.

Diagnosis diferencial — *Heteroxerus rubricati* es de mayor tamaño que *Heteroxerus paulhiacensis*; de tamaño similar a *Heteroxerus lavocati* y de menor tamaño que *Heteroxerus grivensis* y *Heteroxerus molinensis*. El metalofo está libre o unido al posterolofo como en *H. grivensis*. En el resto de las especies el metalofo tiende a ser libre o inclinado hacia el protocono. El cíngulo anterior está regular o bien desarrollado en general en M_1 , M_2 y M_3 , a diferencia de *H. paulhiacensis* y *Heteroxerus lavocati* en los que se observa reducido a inexistente. Las crestas son más gruesas que en el resto de las especies de *Heteroxerus* y las cúspides más masivas. No se observa mesocónido, frecuente en *H. lavocati*. El entoléfido está bien desarrollado a diferencia de *H. paulhiacensis* y *H. lavocati*.

Distribución temporal — La posición temporal relativa puede observarse en las Fig. 45 y 46.

Observaciones — Se propone una sinonimia para *Heteroxerus rubricati*: *Heteroxerus vireti* Black, 1965. Ver discusión al final de la descripción del material estudiado en la fosa de Calatayud-Montalbán.

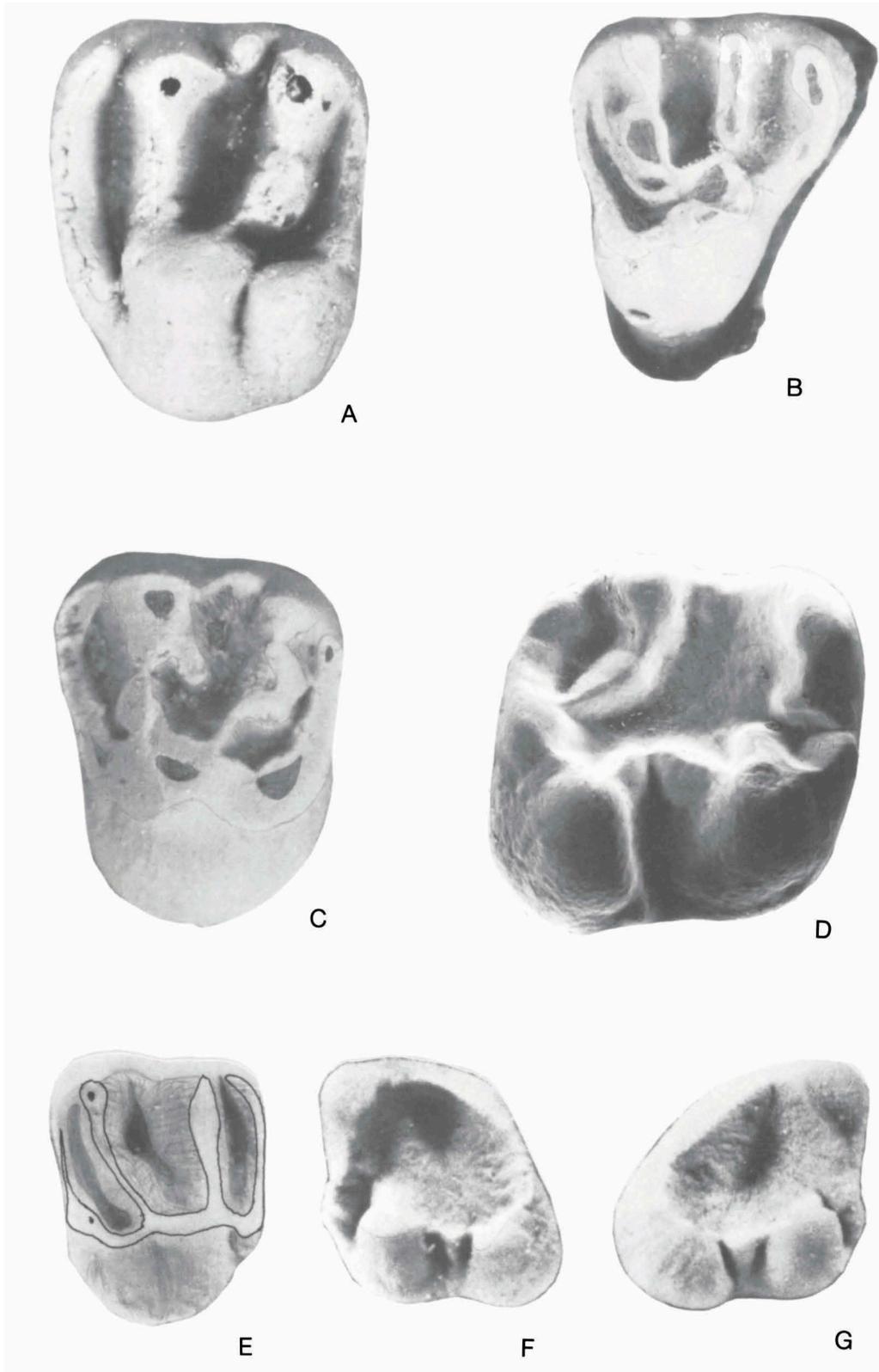
Lámina 1

Xerini indet. o Sciurinae indet. de Ramblar 1
A. $M^{1,2}$ sin., RA1 11, aprox. $\times 25$.

Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1955
B. D^4 sin. de Ramblar 1, RA1 1, aprox. $\times 26$.
C. P^4 sin. de Ramblar 1, RA1 2, aprox. $\times 26$.
D. M_1 dext. de Ramblar 7, RA7 82, aprox. $\times 32$.

Spermophilinus besana sp. nov. de Vargas 1A
E. $M^{1,2}$ sin., VR1A 58, aprox. $\times 25$.
F. M_2 sin., RGM 300 245, holotipo, aprox. $\times 25$.
G. M_3 dext., VR1A 60, aprox. $\times 25$.

Lámina 1



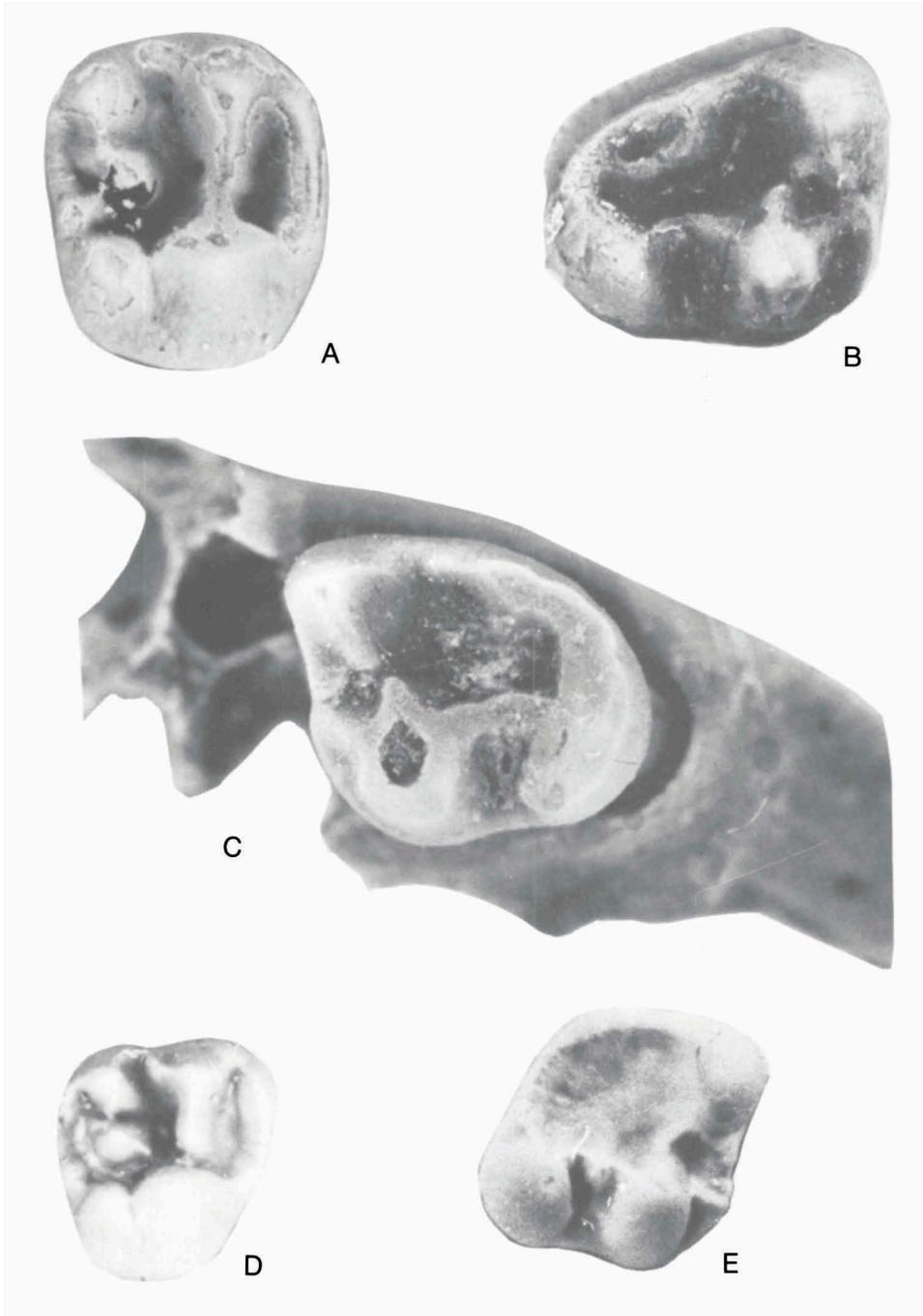
Material y medidas

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Valhondo 1								
M ¹	1	—	1.49	—	1	—	2.00	—
M ²	1	—	1.49	—	1	—	1.91	—
M ³	1	—	1.49	—	1	—	1.50	—
D ₄	1	—	1.31	—	1	—	1.09	—
P ₄	3	1.43	—	1.54	2	1.48	—	1.51
M ₁	2	—	1.69	—	2	1.60	1.66	1.71
M ₂	1	—	1.62	—	1	—	1.89	—
M ₃	1	—	1.89	—	1	—	1.91	—
Ramblar 3B								
D ⁴	8	1.37	1.35	1.57	8	1.40	1.51	1.68
P ⁴	8	1.20	1.31	1.43	8	1.44	1.58	1.74
M ¹	6	1.54	1.61	1.71	6	1.88	2.05	2.25
M ²	14	1.49	1.60	1.74	14	1.77	1.99	2.23
M ³	9	1.57	1.65	1.77	9	1.26	1.54	1.80
D ₄	14	1.20	1.34	1.66	14	0.88	1.05	1.14
P ₄	7	1.28	1.46	1.60	7	1.14	1.38	1.54
M ₁	7	1.54	1.63	1.71	7	1.51	1.65	1.80
M ₂	11	1.51	1.66	1.86	11	1.63	1.78	1.94
M ₃	5	1.71	1.75	1.80	5	1.51	1.64	1.80
Ramblar 7								
D ⁴	1	—	1.54	—	1	—	1.63	—
P ⁴	1	—	1.28	—	1	—	1.63	—
M ¹	3	1.43	1.49	1.54	3	1.74	1.85	2.00
M ²	5	1.46	1.51	1.57	5	1.89	2.03	2.11
M ³	8	1.54	1.68	1.86	8	1.71	1.80	1.89
D ₄	2	1.57	—	1.77	2	1.40	—	1.42
P ₄	5	1.34	1.42	1.54	5	1.40	1.43	1.46
M ₁	7	1.56	1.66	1.77	7	1.51	1.67	1.77
M ₂	4	1.66	1.75	1.86	4	1.69	1.79	1.89
M ₃	6	1.80	1.90	2.00	6	1.57	1.69	1.77
La Dehesa								
M ₁	1	—	1.71	—	1	—	1.57	—
M ₂	1	—	1.80	—	1	—	1.71	—
Bañón 2								
P ⁴	1	—	1.29	—	1	—	1.46	—
M ¹	5	1.49	1.58	1.74	5	1.77	1.91	2.06
M ²	6	1.60	1.67	1.71	6	1.83	1.98	2.03
M ³	8	1.57	1.64	1.69	8	1.54	1.65	1.80
P ₄	2	1.46	—	1.60	2	1.37	—	1.40
M ₂	2	1.80	—	1.86	2	1.74	—	1.80
M ₃	3	1.66	1.76	1.83	3	1.57	—	1.63

Bañón 5

En Bañón 5 se ha encontrado muy poco material de *Heteroxerus rubricati*: 1 D⁴, 1 M¹ y 1 M₂ fragmentados, sin medidas.

Lámina 2



Heteroxerus rubricati Crusafont, Villalta & Truyols, 1955

A. M² dext. de Olmo Redondo 3, OR3 4, aprox × 27.

B. M₃ dext. de Olmo Redondo 2, OR2 5, aprox × 26.

C. M₃ sin. de Ramblar 7, RA7 96, aprox × 28.

D. M¹ dext. de Ramblar 1, RA1 3, aprox. × 16.

Spermophilinus bredai (von Meyer, 1848)

E. M_{1,2} sin. de Las Planas 5H, RGM 255 195, aprox. × 17.

Material y medidas de Heteroxerus rubricati (continuación)

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Bañón 11A								
D ⁴	3	1.29	1.36	1.40	3	1.50	1.55	1.60
P ⁴	1	—	1.09	—	1	—	1.34	—
M ¹	3	1.40	1.45	1.54	3	1.77	1.82	1.86
M ²	7	1.46	1.52	1.57	7	1.89	2.02	2.11
P ₄	5	1.26	1.30	1.43	5	1.00	1.27	1.43
M ₁	4	1.60	1.62	1.66	4	1.57	1.63	1.69
M ₂	9	1.57	1.70	1.77	9	1.63	1.77	1.89
M ₃	5	1.49	1.60	1.71	5	1.45	1.66	1.85
Moratilla 1								
D ⁴	35	1.26	1.45	1.60	35	1.37	1.59	1.74
P ⁴	17	1.28	1.46	1.63	17	1.60	1.78	1.88
M ¹	23	1.31	1.52	1.66	23	1.77	1.98	2.23
M ²	45	1.31	1.56	1.80	45	1.83	2.04	2.29
M ³	22	1.31	1.54	1.77	22	1.60	1.73	1.89
D ₄	31	1.20	1.33	1.51	31	1.06	1.18	1.37
P ₄	5	1.30	1.40	1.50	5	1.20	1.31	1.43
M ₁	29	1.43	1.62	1.80	29	1.35	1.61	1.80
M ₂	37	1.49	1.63	1.80	37	1.51	1.77	2.08
M ₃	16	1.46	1.73	1.97	16	1.40	1.64	1.83
Olmo Redondo 1								
D ⁴	0	—	—	—	1	—	1.50	—
P ⁴	1	—	1.49	—	1	—	1.79	—
M ²	2	1.60	—	1.73	2	1.99	—	2.16
M ³	2	1.43	—	1.51	2	1.49	—	1.51
M ₁	2	1.60	—	1.66	2	1.46	—	1.62
M ₂	2	1.63	—	1.66	2	1.55	—	1.57
M ₃	1	—	1.55	—	1	—	1.52	—
Olmo Redondo 2								
D ⁴	3	1.23	1.27	1.31	3	1.29	1.36	1.43
P ⁴	2	1.20	—	1.23	1	—	1.42	—
M ²	2	1.31	—	1.37	2	1.63	—	1.71
M ³	1	—	1.62	—	1	—	1.66	—
D ₄	1	—	1.34	—	1	—	1.00	—
M ₁	2	1.40	—	1.50	2	1.38	—	1.40
M ₂	1	—	1.69	—	1	—	1.70	—
M ₃	2	1.37	—	1.46	2	1.26	—	1.41
Olmo Redondo 3								
D ⁴	1	—	1.37	—	1	—	1.40	—
M ²	2	1.37	—	1.42	2	1.64	—	1.68
M ³	1	—	1.57	—	1	—	1.60	—
D ₄	0	—	—	—	1	—	1.37	—

San Roque 1

D ⁴	4	1.26	1.33	1.43	4	1.29	1.37	1.43
P ⁴	1	—	1.29	—	1	—	1.57	—
M ¹	3	1.43	1.51	1.59	3	1.77	1.82	1.90
M ²	4	1.40	1.46	1.57	4	1.68	1.77	2.00
M ³	4	1.31	1.53	1.63	4	1.39	1.61	1.74
D ₄	2	1.17	—	1.34	2	1.00	—	1.20
P ₄	6	1.63	1.81	1.94	6	1.54	1.62	1.71
M ₁	6	1.60	1.75	1.90	6	1.59	1.69	1.78
M ₂	2	1.49	—	1.65	2	1.46	—	1.57
M ₃	6	1.63	1.81	1.94	6	1.45	1.62	1.70

San Roque 2

D ⁴	2	1.30	—	1.51	2	1.29	—	1.60
M ²	3	1.49	1.56	1.64	3	1.80	1.88	1.91
M ³	1	—	1.46	—	1	—	1.46	—
D ₄	4	1.46	1.58	1.71	4	1.24	1.32	1.38
P ₄	4	1.37	1.45	1.63	4	1.23	1.32	1.43
M ₁	5	1.65	1.73	1.80	5	1.57	1.65	1.71
M ₂	1	—	1.78	—	1	—	1.71	—
M ₃	4	1.54	1.76	1.85	4	1.37	1.54	1.66

Villafeliche 2A

P ⁴	1	—	1.42	—	1	—	1.74	—
M ¹	1	—	1.57	—	1	—	2.00	—
M ²	3	1.40	1.49	1.60	3	1.66	1.85	1.98
M ³	3	1.63	1.67	1.72	3	1.63	1.71	1.75
M ₁	1	—	1.63	—	1	—	1.55	—
M ₂	2	1.40	—	1.79	2	1.46	—	1.75
M ₃	3	1.49	1.75	2.05	3	1.43	1.57	1.64

Vargas 1A

D ⁴	1	—	1.29	—	1	—	1.43	—
P ⁴	7	1.09	1.23	1.37	6	1.26	1.50	1.71
M ¹	5	1.23	1.32	1.46	5	1.71	1.80	1.94
M ²	6	1.34	1.41	1.49	6	1.71	1.81	1.86
M ³	8	1.31	1.46	1.69	7	1.37	1.51	1.69
D ₄	5	1.17	1.19	1.23	5	0.94	1.15	1.20
P ₄	1	—	1.20	—	1	—	1.31	—
M ₁	4	1.43	1.49	1.63	4	1.46	1.50	1.60
M ₂	2	1.43	—	1.54	2	1.43	—	1.57
M ₃	4	1.49	1.56	1.74	4	1.40	1.46	1.54

Córcoles

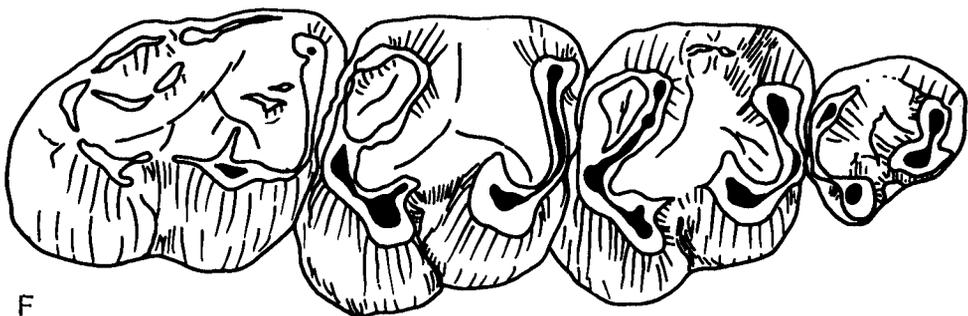
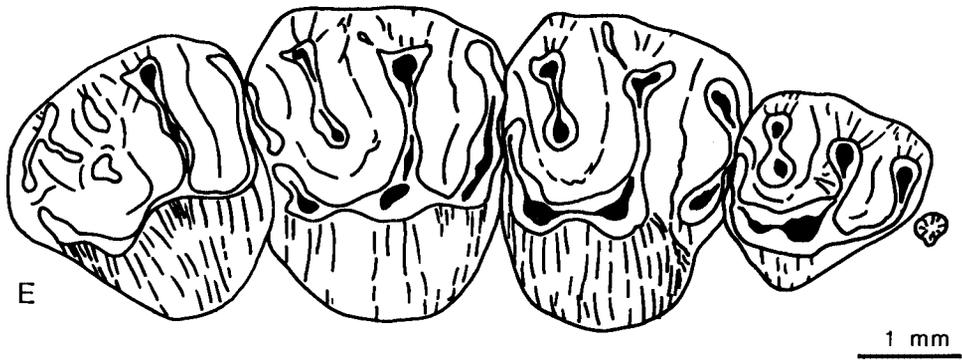
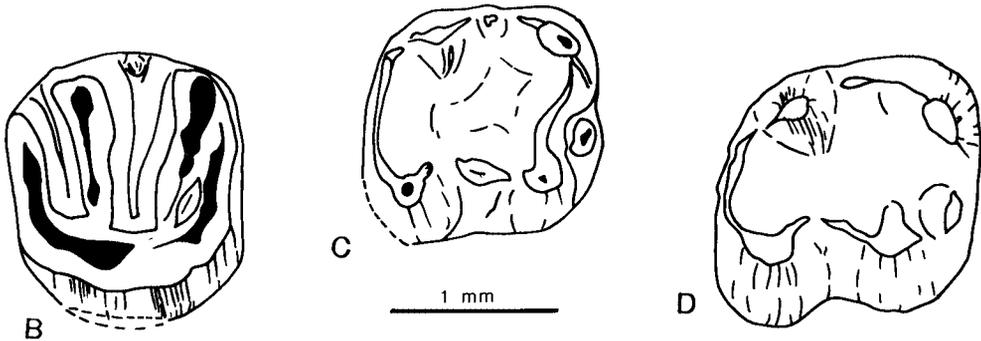
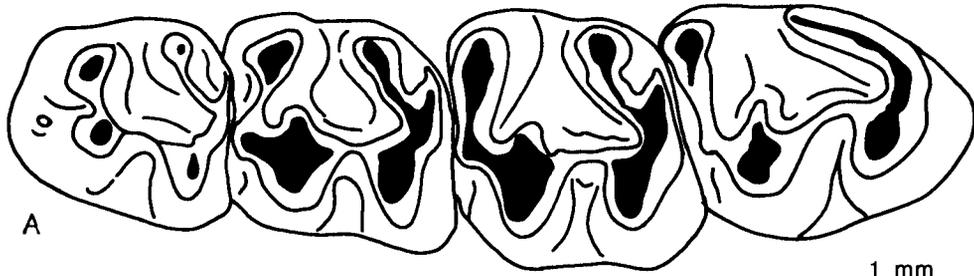
D ⁴	19	1.18	1.31	1.43	18	1.20	1.35	1.50
P ⁴	42	1.12	1.28	1.48	45	1.48	1.57	1.68
M ¹	46	1.20	1.37	1.55	46	1.56	1.75	1.97
M ²	56	1.26	1.39	1.50	56	1.56	1.75	1.95
M ³	63	1.30	1.42	1.58	69	1.32	1.47	1.62
D ₄	8	1.08	1.20	1.28	9	0.88	0.99	1.10
P ₄	33	1.20	1.31	1.44	35	1.10	1.24	1.38
M ₁	88	1.32	1.49	1.68	88	1.24	1.45	1.68
M ₂	69	1.34	1.53	1.76	69	1.34	1.56	1.80
M ₃	81	1.40	1.65	1.84	80	1.22	1.47	1.64

Material y medidas de Heteroxerus rubricati (continuación)

	Longitud			Anchura				
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Olmo Redondo 5								
D ³	2	1.43	—	1.46	2	1.53	—	1.60
P ⁴	2	1.31	—	1.40	2	1.69	—	1.71
M ¹	1	—	1.49	—	1	—	2.00	—
M ²	3	1.46	1.50	1.54	3	2.00	2.03	2.06
M ³	3	1.49	1.51	1.52	3	1.57	1.59	1.61
P ₄	2	1.40	—	1.49	2	1.34	—	1.41
M ₁	1	—	1.64	—	1	—	1.71	—
M ₃	2	1.49	—	1.49	2	1.71	—	1.83
Olmo Redondo 8								
D ⁴	5	1.34	1.41	1.48	5	1.51	1.62	1.72
P ⁴	2	1.37	—	1.40	2	1.66	—	1.72
M ¹	4	1.66	1.70	1.71	4	2.09	2.15	2.26
M ²	2	1.57	—	1.68	2	1.91	—	2.14
M ³	1	—	1.51	—	1	—	1.71	—
D ₄	1	—	1.22	—	2	1.09	—	1.14
P ₄	3	1.34	1.39	1.46	3	1.31	1.34	1.40
M ₁	5	1.57	1.66	1.71	5	1.69	1.72	1.80
M ₂	10	1.60	1.68	1.77	10	1.71	1.82	1.97
M ₃	5	1.77	1.83	1.94	5	1.66	1.74	1.86
Olmo Redondo 9								
D ⁴	2	1.37	—	1.40	2	—	1.60	1.70
P ⁴	4	1.25	1.37	1.45	3	1.65	1.70	1.74
M ¹	2	1.54	—	1.57	2	2.00	—	2.03
M ²	7	1.49	1.58	1.71	7	2.00	2.11	2.17
M ³	10	1.43	1.57	1.69	9	1.71	1.80	1.89
D ₄	6	1.09	1.21	1.37	5	1.03	1.14	1.26
P ₄	1	—	1.31	—	1	—	1.26	—
M ₁	7	1.52	1.62	1.71	7	1.57	1.65	1.71
M ₂	8	1.60	1.72	1.89	8	1.63	1.81	1.97
M ₃	3	1.63	1.80	2.09	4	1.54	1.66	1.80

Lámina 3*Heteroxerus rubricati* Crusafont, Villalta & Truyols, 1955A. Serie dental izquierda P₄-M₃ de Valdemoros 1A, VA1A 241.*Freudenthalia daamsi* gen. nov., sp. nov. de Ramblar 1B. M^{1,2} dext., holotipo, RA1 6.C. M_{1,2} dext., RA1 21.D. Sciuridae indet. de Ramblar 1 M_{1,2} dext., RA1 22.*Atlantoxerus getulus* (L., 1758)E. Serie dental derecha P³-M³.F. Serie dental derecha D₄-M₃.

Lámina 3



Material y medidas de Heteroxerus rubricati (continuación)

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Valdemoros 1A								
M ¹	1	—	1.61	—	1	—	2.00	—
M ³	1	—	1.68	—	1	—	1.78	—
P ₄	1	—	1.54	—	1	—	1.50	—
M ₁	2	1.62	—	1.65	2	1.55	—	1.55
M ₂	2	1.68	—	1.75	2	1.65	—	1.80
M ₃	3	1.65	1.91	2.10	3	1.50	1.61	1.70
Valdemoros 3A								
P ⁴	1	—	1.34	—	1	—	1.55	—
M ¹	1	—	1.69	—	1	—	2.13	—
M ²	2	1.80	—	1.80	2	2.15	—	2.20
D ₄	2	1.20	—	1.60	2	1.20	—	1.38
M ₃	1	—	2.40	—	1	—	1.88	—
Valdemoros 3B								
D ⁴	12	1.28	1.38	1.50	12	1.20	1.33	1.49
P ⁴	22	1.25	1.34	1.45	22	1.40	1.60	1.80
M ¹	14	1.41	1.52	1.65	14	1.80	1.87	2.00
M ²	36	1.42	1.52	1.62	36	1.70	1.85	1.95
M ³	39	1.40	1.53	1.72	40	1.48	1.59	1.70
D ₄	22	1.18	1.28	1.40	23	0.91	1.13	1.34
P ₄	14	1.20	1.40	1.49	14	1.20	1.35	1.52
M ₁	34	1.50	1.58	1.70	34	1.39	1.53	1.70
M ₂	29	1.61	1.65	1.81	29	1.50	1.64	1.78
M ₃	38	1.61	1.79	1.97	35	1.43	1.52	1.68
Valdemoros 3D								
D ⁴	1	—	1.52	—	1	—	1.50	—
P ⁴	1	—	1.38	—	1	—	1.75	—
M ²	1	—	1.40	—	1	—	1.80	—
M ³	2	1.52	—	1.53	2	1.65	—	1.75
D ₄	2	1.34	—	1.40	2	1.37	—	1.38
M ₁	5	1.40	1.63	1.86	5	1.50	1.59	1.70
M ₂	2	1.60	—	1.96	2	1.60	—	1.80
M ₃	6	1.66	1.77	1.83	4	1.53	1.55	1.58
Valdemoros 3E								
D ⁴	8	1.30	1.42	1.50	7	1.40	1.50	1.60
P ⁴	8	1.28	1.43	1.53	8	1.68	1.79	1.88
M ¹	8	1.47	1.55	1.68	8	1.90	1.99	2.17
M ²	8	1.35	1.52	1.68	8	1.73	1.92	2.01
M ³	11	1.40	1.56	1.65	10	1.54	1.64	1.80
D ₄	4	1.09	1.20	1.27	4	0.97	1.20	1.09
P ₄	9	1.40	1.44	1.52	9	1.27	1.41	1.45
M ₁	13	1.48	1.66	1.80	13	1.40	1.60	1.78
M ₂	10	1.57	1.68	1.83	10	1.60	1.73	1.85
M ₃	7	1.30	1.76	1.95	6	1.20	1.55	1.70

Casetón 1A

D ⁴	5	1.29	1.37	1.43	6	1.34	1.41	1.43
M ¹	5	1.49	1.51	1.57	5	1.86	2.00	2.06
M ²	5	1.46	1.53	1.63	5	1.77	1.94	2.06
M ³	4	1.37	1.48	1.57	4	1.57	1.65	1.80
D ₄	1	—	1.25	—	1	—	1.00	—
P ₄	2	1.43	—	1.49	2	1.31	—	1.37
M ₁	4	1.39	1.47	1.51	4	1.40	1.49	1.57
M ₂	1	—	1.66	—	1	—	1.71	—
M ₃	2	1.37	—	1.63	1	—	1.69	—

Casetón 2B

D ⁴	2	1.14	—	1.51	1	—	1.40	—
M ³	0	—	—	—	1	—	1.69	—
M ₁	3	1.57	1.63	1.71	3	1.40	1.50	1.60
M ₂	3	1.52	1.56	1.57	3	1.51	1.60	1.69

Villafeliche 4A

D ⁴	18	1.29	1.40	1.52	18	1.29	1.44	1.66
P ⁴	24	1.23	1.37	1.49	21	1.52	1.68	1.86
M ¹	28	1.34	1.50	1.67	28	1.64	1.92	2.14
M ²	42	1.37	1.54	1.77	42	1.71	1.96	2.12
M ³	26	1.32	1.58	1.71	25	1.51	1.66	1.86
D ₄	11	1.23	1.30	1.49	10	1.00	1.10	1.20
P ₄	12	1.18	1.40	1.57	11	1.20	1.35	1.63
M ₁	44	1.37	1.57	1.83	44	1.37	1.57	1.77
M ₂	33	1.29	1.60	1.77	33	1.49	1.69	1.91
M ₃	24	1.57	1.78	1.97	23	1.43	1.60	1.74

Regajo 2

D ⁴	1	—	1.50	—	1	—	1.60	—
P ⁴	3	1.29	1.33	1.40	3	1.54	1.62	1.69
M ¹	7	1.49	1.55	1.63	7	1.89	1.97	2.01
M ²	9	1.46	1.57	1.66	9	1.86	1.92	2.06
M ³	12	1.49	1.64	1.83	12	1.51	1.68	1.83
P ₄	1	—	1.49	—	0	—	—	—
M ₁	9	1.57	1.65	1.77	9	1.57	1.67	1.77
M ₂	9	1.60	1.67	1.77	9	1.60	1.77	1.89
M ₃	5	1.77	1.93	2.20	5	1.50	1.72	1.88

Las Planas 4A

D ⁴	2	1.65	—	1.66	1	—	1.65	—
M ²	1	—	1.65	—	1	—	2.00	—
M ³	1	—	1.55	—	1	—	1.80	—
D ₄	1	—	1.60	—	1	—	1.28	—
M ₁	1	—	1.50	—	1	—	1.40	—
M ₃	0	—	—	—	1	—	1.49	—

Las Planas 4B

D ⁴	1	—	1.45	—	1	—	1.55	—
P ⁴	1	—	1.30	—	1	—	1.60	—
M ²	1	—	1.48	—	1	—	1.49	—
M ³	1	—	1.50	—	1	—	1.56	—

Material y medidas de Heteroxerus rubricati (continuación)

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Las Planas 4C								
P ⁴	1	—	1.18	—	1	—	1.50	—
M ¹	2	1.40	—	1.75	1	—	1.85	—
M ²	2	1.48	—	1.55	2	1.85	—	1.90
M ³	1	—	1.60	—	1	—	1.70	—
D ₄	1	—	1.40	—	1	—	1.25	—
M ₂	1	—	1.60	—	2	1.70	—	2.00
Valalto 2B								
D ⁴	1	—	1.48	—	1	—	1.58	—
P ⁴	1	—	1.32	—	0	—	—	—
M ¹	2	1.42	—	1.49	2	1.83	—	2.00
M ²	3	1.51	1.53	1.57	3	1.80	1.85	1.90
M ³	6	1.48	1.57	1.63	6	1.55	1.67	1.88
D ₄	2	1.30	—	1.30	2	1.10	—	1.10
P ₄	7	1.28	1.38	1.49	6	1.20	1.27	1.32
M ₁	2	1.58	—	1.60	2	1.42	—	1.50
M ₂	3	1.52	1.60	1.68	3	1.68	1.71	1.75
M ₃	2	1.65	—	1.73	2	1.58	—	1.70
Valalto 2C								
D ⁴	5	1.35	1.41	1.45	6	1.35	1.41	1.50
P ⁴	10	1.20	1.26	1.40	9	1.52	1.63	1.80
M ¹	18	1.40	1.51	1.65	18	1.70	1.91	2.02
M ²	16	1.41	1.48	1.60	16	1.74	1.88	2.00
M ³	21	1.40	1.53	1.72	18	1.41	1.62	1.83
D ₄	8	1.08	1.24	1.36	8	0.90	1.04	1.18
P ₄	17	1.23	1.33	1.45	17	1.08	1.25	1.45
M ₁	16	1.50	1.59	1.67	16	1.40	1.53	1.60
M ₂	20	1.50	1.64	1.75	20	1.50	1.69	1.80
M ₃	12	1.80	1.94	2.11	12	1.60	1.69	1.88
Las Planas 5B								
D ⁴	1	—	1.63	—	1	—	1.60	—
P ⁴	0	—	—	—	1	—	1.50	—
M ¹	2	1.48	—	1.53	2	1.80	—	1.92
Valalto 1								
M ¹	1	—	1.60	—	1	—	2.00	—
M ³	1	—	1.58	—	1	—	1.72	—
M ₂	1	—	1.59	—	1	—	1.60	—
M ₃	1	—	1.55	—	1	—	1.50	—

Descripción

D⁴ — Es de forma triangular, con las cúspides altas y puntiagudas en general, algunas formas pueden presentar las cúspides redondeadas. Las cúspides están unidas

por crestas largas y finas. En general D^4 es similar o de mayor tamaño que el P^4 . Se observan cuatro cúspides principales: protocono, paracono, metacono e hipocono. En algunos ejemplares el hipocono ocupa una posición muy lingual, con lo cual el diente resulta más ancho. Hay cuatro cónulos: anterocónulo, protocónulo, metacónulo e hipocónulo, siendo el metacónulo el único que alcanza el mismo desarrollo que las cúspides principales. En algunos ejemplares el anterocónulo está reducido; cuando este cónulo está bien desarrollado se proyecta hacia la parte anterior, sobresaliendo de la cara anterior del molar, pero en general es alargado y de poca altura. Las crestas transversales son el protolofo y el posterolofos en general completas, el anterolofos reducido en general al parastilo, el metalofos corto e incompleto. El posterolofos es de menor altura que el resto de las crestas. El metalofos puede estar libre o unido al posterolofos por conexiones longitudinales. En algunos ejemplares se puede observar fusionado con el posterolofos. El parastilo es de desarrollo variable, puede ser fino o grueso y simple o desdoblado en dos. En algunos ejemplares se observa un pequeño mesostilo.

P^4 — Es rectangular o subcuadrado, con la cara anterior cóncava debido a que el ángulo antero-labial sobresale ligeramente hacia adelante (sin llegar a sobresalir tanto como en D^4). En general es más estrecho y reducido que el D^4 . La cara posterior es recta. El borde labial suele ser bilobado, coincidiendo el surco con el valle mesial. El borde lingual es redondeado y en él la corona presenta una fuerte inclinación. En general se observan cuatro cúspides principales: protocono, paracono, metacono e hipocono. Son más gruesas que en D^4 . El protocono es la cúspide más desarrollada y ocupa una posición central, reduciéndose por esto la longitud de los valles y de las crestas. El paracono y el hipocono están más desarrollados que el metacono. En general no se observa mesostilo. El valle central queda cerrado por la cara labial debido a la gran proximidad del paracono con el metacono. En algunos ejemplares se observan los cuatro cónulos bien desarrollados: anterocónulo, protocónulo, metacónulo e hipocónulo pero en la mayoría sólo el metacónulo está bien desarrollado. En algunos P^4 se desarrolla un parastilo más reducido que el de D^4 . Se observan cuatro crestas transversales: anterolofos, protolofo, metalofos y posterolofos, de las cuales sólo el protolofo está completo. El metalofos es corto e incompleto y puede estar libre, unido o fusionado con el posterolofos. Algunos P^4 presentan una prolongación de poca altura que une el metacónulo con la base del protocono. En un ejemplar el metalofos se une al hipocono. El posterolofos es en general de poca altura y llega sólo a la base del metacono. El anterolofos es también de poca altura, similar a la del posterolofos.

M^1 y M^2 — Se describen juntos pues aparte de las diferencias observadas en la silueta, la inclinación del metalofos y la amplitud del valle central por su cara labial, los elementos de la superficie oclusal presentan en general la misma variabilidad en su desarrollo para ambos elementos de la dentición. Son rectangulares, en general es más ancho el M^1 que el M^2 . Algunos ejemplares tienen una forma ligeramente trapezoidal; en ellos la parte anterior es más ancha que la posterior. Estos molares trapezoidales son más frecuentemente M^2 que M^1 . La superficie oclusal es ligeramente cóncava. Los mesostilos son reducidos o inexistentes en general. En algunos ejemplares se observa un parastilo alargado pero eclipsado en el anterolofos.

Se observan cuatro cúspides principales robustas y altas: protocono, paracono, metacono e hipocono. Las cúspides están unidas por las crestas transversales: anterolofos, protolofo, metalofos y posterolofos, son gruesas pero de poca altura en relación con las cúspides, en general son largas y completas a excepción del metalofos. Esta cresta puede estar libre, unido o fundido al posterolofos y en algunos ejemplares libre o con una pequeña proyección basal que se dirige hacia el protocono. En algunos ejemplares se observa una doble conexión metalofos-posterolofos. Hay cuatro cónulos: anterocónulo,

Morfocaracteres M ¹	1	2	3	4	
Yacimientos					N
Valalto 1			1		1
Las Planas 5B	1		1		2
Valalto 2C	8	11	8		27
Las Planas 4C			1		1
Regajo 2	2	2	3		7
Valdemoros 3E		3	7	2	12
Valdemoros 3D			1	1	2
Villafeliche 4A	5	13	14	1	33
Valdemoros 3B		7	6	2	15
Valdemoros 3A		1			1
Caseton 1B			1		1
Caseton 1A			9		9
Valdemoros 1A				1	1
Olmo Redondo 9			4		4
Olmo Redondo 8	1	1	2	1	5
Vargas 1A		3	3		6
Córcoles		22	26	4	52
Villafeliche 2A			1		1
San Roque 2				2	2
San Roque 1			3		3
Moratilla 1		13	9	2	24
Bañón 11A		1		2	3
Bañón 2		2	3		5
La Dehesa				1	1
Ramblar 7	1	4			5
Ramblar 3B	3	6	2		11
Ramblar 4A		1	1		2

Fig. 17. Morfocaracteres de M¹ de *Heteroxerus rubricati*.

protocónulo, metacónulo e hipocónulo. El metacónulo es el más alto y mejor desarrollado, con una amplia base circular y en algunos ejemplares es más alto que el metacono. El anterocónulo es grande y se proyecta hacia adelante. El hipocónulo es también de grandes dimensiones y puede estar muy proyectado hacia la parte posterior. El protocónulo es reducido a inexistente.

M³ — Es de forma triangular a subredondeado, con la parte posterior estrecha y reducida en la cual metacono, hipocono e hipocónulo se desvanecen en el posterolof. Se observa una gran variabilidad tanto en longitud como en anchura. Hay dos cúspides principales bien desarrolladas: paracono y protocono, las dos posteriores están reducidas. Se observan tres crestas transversales: anterolof, protolof y posterolof. El anterolof es recto, el protolof largo y el posterolof de mayor longitud que en M¹ y M² pues enlaza el hipocono con la base del metacono, con lo cual el valle posterior queda semicerrado por una cresta continua. En algunos ejemplares se observan anterocónulo reducido, protocónulo reducido a inexistente, metacónulo variable e hipocónulo. El metacónulo puede estar aislado o unido al posterolof por conexiones longitudinales.

Morfocaracteres M ²	1	2	3	4	
					
Yacimientos					N
Valalto 2C	6	5	12		23
Valalto 2B		2	3		5
Las Planas 4C		1	2		3
Las Planas 4A			1		1
Regajo 2	1	7	9		17
Valdemoros 3E		5	12		17
Valdemoros 3D			1		1
Villafeliche 4A		27	26		53
Valdemoros 3B		20	14		34
Valdemoros 3A		1	1		2
Caseton 1B			1		1
Caseton 1A		2	3		5
Olmo Redondo 9	1		8		9
Olmo Redondo 8	2	2	3	1	8
Olmo Redondo 5			5		5
Vargas 1A		5			5
Córcoles		17	44	3	64
Villafeliche 2A		1	3	1	5
San Roque 2			2	1	3
San Roque 1		1	3	1	5
Olmo Redondo 3		1	1		2
Olmo Redondo 2			2		2
Olmo Redondo 1			2		2
Moratilla 1		27	17	2	46
Bañón 11A			2	2	4
Bañón 2		4	2		6
Ramblar 7	2	4	2		6
Ramblar 3B		11	4		15

Fig. 18. Morfocaracteres de M² de *Heteroxerus rubricati*.

Hay ejemplares que parecen de forma poligonal debido a que el anterocónulo y el hipocónulo están proyectados hacia el exterior. En la mayoría de los ejemplares se observa un mesostilo alargado que se sitúa entre paracono y metacono.

D₄ — Es alargado, con la parte anterior bastante más estrecha que la posterior, lo cual le da un aspecto cuneiforme. Se observan cuatro cúspides principales: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido, altas y puntiagudas. En la mayor parte de los ejemplares se observan dos cónulos: anteroconúlido e hipoconúlido. El anteroconúlido es grande y en general se inclina o se proyecta hacia la parte anterior. El hipoconúlido es más alto que el posterolofido, sobresaliendo de la cresta y en algunos ejemplares se encuentra proyectado hacia la parte posterior. Se observan tres crestas transversales: metalófido, entolófido y posterolófido, en general todas completas y siendo el posterolofido la de mayor altura. En algunos ejemplares sólo el entolófido presenta un desarrollo completo y aunque raro, puede observarse en algunos de ellos un pequeño entoconúlido. En algunos D₄ se puede apreciar un pequeño cingulo anterior que no llega a alcanzar el borde labial del molar. El sénido es en general somero y transversal, aunque en algunos ejemplares se adentra en el valle central por una curvatura mayor del ectolófido. Esta

Morfocaracteres P ₄	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Valalto 2C	1	11		12
Valalto 2B	3	4		7
Las Planas 4A	2			2
Valdemoros 3E	1	4	4	9
Villafeliche 4A	1	7	1	9
Valdemoros 3B	9	11	4	24
Vargas 1A	1			1
Córcoles	23	10		33
San Roque 2	2	1		3
Moratilla 1	1	5		6
Bañón 11A	5			5
Ramblar 7	5	2		7
Ramblar 3B	2	2		4

Fig. 19. Morfocaracteres de P₄ de *Heteroxerus rubricati*.

cresta longitudinal es en general fina, recta y de poca altura.

P₄ — Es de forma cuneiforme como el D₄ pero con la parte posterior más ancha. Es de menor longitud que el diente decíduo. La superficie oclusal ofrece un aspecto más robusto que la del D₄, las cúspides son abultadas y las crestas gruesas y cortas o inexistentes. Se observan cuatro cúspides principales: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. El protocónido y el metacónido están generalmente adosados por su base. De los cónulos sólo el hipoconúlido está bien desarrollado, aunque en menor grado que en el D₄. El anteroconúlido es residual y está generalmente adosado al protocono. Cuando está bien desarrollado se forma también un débil cingulo anterior. Las crestas transversales están poco desarrolladas: anterolófido y metalófido están reducidas a inexistentes, se puede observar un corto entolófido generalmente completo pero ocupando una posición muy posterior así como un posterolófido incompleto. El sénido es ligeramente diagonal o transverso. Se observa relativamente más profundo que en D₄ pero sin serlo tanto como en M₁ y M₂. Como en los molares, se observa una suave rotación del hipocónido hacia la parte anterior, lo cual obliga al sénido a dirigirse hacia la parte posterior en su ápice.

M₁ y M₂ — Se describen juntos pues aparte de las diferencias observadas en la silueta de ambos molares, los elementos de la superficie oclusal presentan las mismas características y variaciones. Son trapezoidales o romboidales, siendo el M₁ más estrecho que el M₂. Recordaremos además, que M₂ es más ancho por ambas caras, mientras que M₁ posee la cara anterior visiblemente más estrecha que la posterior. M₁ presenta el entocónido mejor desarrollado que en M₂ y éste tiene el entolófido más largo y el valle central más amplio que el M₁. Otra diferencia observable en ambos molares es el desarrollo de las facetas de desgaste, mayor en M₂ que en M₁.

M₁ y M₂ poseen cuatro cúspides principales bien desarrolladas: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. Las más altas y de base más amplia son las dos anteriores en relación con las posteriores. El hipocónido puede estar girado hacia la parte

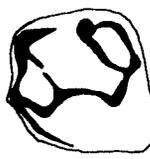
Morfocaracteres M_1	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Valalto 2C		3	21	24
Valalto 2B			2	2
Regajo 2		1	7	8
Valdemoros 3E		3	13	16
Valdemoros 3D	1	2	1	4
Villafeliche 4A	2	19	37	58
Valdemoros 3B	2	5	25	32
Caseton 2B		3		3
Caseton 1A		1	4	5
Valdemoros 1A	1	1		2
Olmo Redondo 9	7	1	1	9
Olmo Redondo 8	5			5
Vargas 1A	1	3		4
Córcoles	17	36	34	87
Villafeliche 2A		1		1
San Roque 2		3	3	6
San Roque 1	2	1	4	7
Olmo Redondo 2	1		1	2
Olmo Redondo 1		1	1	2
Moratilla 1	11	12	3	26
Bañón 2	2	3		5
La Dehesa	1			1
Ramblar 7	4	4		8
Ramblar 3B	6	4		10
Ramblar 4A	2	1		3

Fig. 20. Morfocaracteres de M_1 de *Heteroxerus rubricati*.

anterior en muchos ejemplares. Se observan dos cónulos bien desarrollados: el anterocónulo y un grueso hipoconúlido, en general proyectados hacia el exterior. En algunos ejemplares el anteroconúlido está completamente aislado. El hipoconúlido está mejor desarrollado en M_2 . Las crestas transversales son: anterolófido, metalófido, entolófido y posterolófido. El anterolófido es de reducido a inexistente. El metalófido en general falta y su máximo desarrollo consiste en una cresta ahilada y de poca altura que en la mayor parte de los casos no llega a alcanzar la base del metacónido. El entolófido es completo y largo. El posterolófido pierde altura a partir del hipoconúlido y en general sólo llega a alcanzar la base del entocónido. En la cara anterior, adosado al protocónido y desde el anteroconúlido, se observa un cingulo anterior. Su desarrollo es variable y en algunos ejemplares no se distingue. El sénido es en general profundo y diagonal. El hipocónido presenta un giro más amplio hacia la parte anterior que en P_4 . En algunos ejemplares se observa mesostilido y raramente un pequeño mesocónido.

M_3 — Tiene forma de lengüeta, con la parte anterior recta y la posterior redondeada, más estrecha y reducida. Se observan cuatro cúspides principales: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. En general el entocónido está eclipsado en el posterolófido. El metacónido y protocónido son las más altas, adquiriendo el mismo

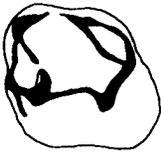
Morfocaracteres M_2	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Valalto 1			1	1
Valalto 2C		2	25	27
Valalto 2B			4	4
Las Planas 4C			2	2
Regajo 2		1	13	14
Valdemoros 3E			11	11
Valdemoros 3D		1	3	4
Villafeliche 4A		2	38	40
Valdemoros 3B		1	30	31
Caseton 2B			4	4
Caseton 1A			2	2
Valdemoros 1A		1	1	2
Olmo Redondo 9	2	3	1	6
Olmo Redondo 8	4	7		11
Vargas 1A			2	2
Córcoles	4	14	45	63
Villafeliche 2A			1	1
San Roque 2			1	1
San Roque 1			1	1
Olmo Redondo 2			1	1
Olmo Redondo 1			2	2
Moratilla 1		18	17	37
Bañón 11A	1	5	4	10
Bañón 2	1		1	2
La Dehesa		1		1
Ramblar 7	1	3	1	5
Ramblar 3B		10	1	11

Fig. 21. Morfocaracteres de M_2 de *Heteroxerus rubricati*.

desarrollo que en M_1 y M_2 . El metacónido ocupa una posición más adelantada que el protocónido. De los cónulos el anteroconúlido es el mejor desarrollado aunque en la mayor parte de los ejemplares se eclipsa en el anterolófido. Se observan tres crestas transversales: anterolófido, metalófido y posterolófido. El anterolófido forma una muralla anterior, recta, que une metacónido con protocónido, pero en algunos ejemplares no llega a desarrollarse. El metalófido es de desarrollo variable; más largo que en M_1 y M_2 , pero incompleto, llegando sólo a la base del metacónido o dirigiéndose hacia la parte posterior, estribándose en el valle central. No suele desarrollarse el entolófido. El posterolófido se convierte también en una muralla continua que une el hipocónido con el entocónido hasta cerca de la base del metacónido. El sénido es más profundo y diagonal que en M_1 y M_2 debido al giro del hipocónido. Mesostílidos y mesocónidos son raros y escasamente desarrollados, cuando aparecen.

Estudio de la variabilidad morfológica — El análisis de la variabilidad morfológica de la dentición de *Heteroxerus* se ha realizado a partir de los morfocaracteres. Se figuran exclusivamente los morfocaracteres de M^1 , M^2 , P_4 , M_1 , M_2 y M_3 .

Morfocaracteres M_3	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Valalto 1		2		2
Valalto 2C	1	5	15	21
Valalto 2B		1	1	2
Las Planas 4B	1	1	2	4
Las Planas 4A			1	1
Regajo 2		2	6	8
Valdemoros 3E		4	7	11
Valdemoros 3D	1	1	5	7
Villafeliche 4A		6	27	33
Valdemoros 3B	6	4	30	40
Caseton 1A		1	1	2
Valdemoros 1A	1			1
Olmo Redondo 9		3	1	4
Olmo Redondo 8	3	2	1	6
Olmo Redondo 5		2		2
Vargas 1A		4		4
Córcoles	12	27	38	77
Villafeliche 2A		2		2
San Roque 2		2	3	5
San Roque 1	1	1	5	7
Olmo Redondo 1			1	1
Moratilla 1	5	6	6	17
Bañón 11A	1	2	1	4
Bañón 2	1	2	2	5
Ramblar 7	4	2	1	7
Ramblar 3B	3	3		6

Fig. 22. Morfocaracteres de M_3 de *Heteroxerus rubricati*.*Morfocaracteres de M^1 y M^2*

Definiremos los mismos morfocaracteres para ambos elementos.

Morfocaracter 1 — Se caracteriza porque el metalofo se une al protocono. Esta unión es más o menos fina.

Morfocaracter 2 — El metalofo se encuentra libre, sin conexiones a ningún otro elemento de la dentición.

Morfocaracter 3 — El metalofo se encuentra conectado con el posterolofa por una conexión corta que cuando los molares están desgastados se hace muy notoria.

Morfocaracter 4 — El metalofo se encuentra fundido o semiadosado con el posterolofa.

La forma de agruparse las poblaciones de M^1 y M^2 de *Heteroxerus rubricati* en los morfocaracteres mencionados puede observarse en las Fig. 17-18.

Morfocaracteres de P_4 , M_1 , M_2 y M_3

Morfocaracter 5 — Se caracteriza por la ausencia de cíngulo anterior.

Morfocaracter 6 — Se caracteriza por la presencia de un reducido cíngulo anterior.

Morfocaracter 7 — El cíngulo anterior se encuentra bien desarrollado, llegando a alcanzar la cara labial del molar.

Heteroxerus rubricati presenta todos estos morfocaracteres como se puede observar en las Fig. 19-22, las poblaciones de la fosa de Calatayud-Montalbán se agrupan como lo muestran las figuras.

Conclusiones

Del estudio de los morfocaracteres se deduce que *Heteroxerus rubricati* tiene un escaso desarrollo del morfocaracter 1 en M¹. Sólo se presenta, en una proporción siempre inferior a la de los morfocaracteres 2 y 3 en los yacimientos de Valhondo 1, Ramblar 3B y 7, Olmo Redondo 8, Villafeliche 4A, Regajo 2, Valalto 2C y Las Planas 5B como se puede observar en la Fig. 17. El morfocaracter 4 está escasamente representado. El M² presenta aún menos individuos con el morfocaracter 1. La mayor parte de los M² tienen morfocaracteres 2 y 3, siendo el 3 más abundante que el 2 a excepción de Moratilla 1 en el que 2 es mayoritario. El morfocaracter 4 está también escasamente representado en M².

La mayor parte de los P₄ de *H. rubricati* presentan el cíngulo anterior de inexistente a semidesarrollado (Fig. 19). Hay un significativo aumento de P₄ con cíngulo anterior semidesarrollado en relación con los que no lo presentan a partir del yacimiento de Córcoles hacia los yacimientos más recientes.

Para M₁ y M₂, *H. rubricati* presenta los tres morfocaracteres 5, 6 y 7 tanto en M₁ como en M₂ (Fig. 20 y 21). El morfocaracter 5 se hace escaso en las poblaciones más modernas llegando casi a desaparecer a partir de Valdemoros 3B. En M₂ la escasez del morfocaracter 5 es mayor, llegando a desaparecer a partir de Olmo Redondo 9.

M₃ presenta los tres morfocaracteres, 5, 6 y 7, siendo el 5 y el 6 los más comunes.

Discusión

Heteroxerus rubricati es una especie muy bien caracterizada, por lo cual no vamos a entrar en detalles con respecto a su posición sistemática. Nos limitaremos exclusivamente a defender la proposición de la sinonimia de *H. vireti* con *H. rubricati*.

Si observamos las Fig. 23 y 24 sobre las medidas longitud/anchura de *Heteroxerus* entresacadas de la literatura vemos que *H. lavocati* de Coderet (Hugueney, 1969), *H. rubricati* de Valdemoros 3B (de Bruijn, 1967) y *H. vireti* de Estrepouy (Black, 1965), son aproximadamente del mismo tamaño, aunque *H. lavocati* es el de mayor tamaño. Estas similitudes en el tamaño, se mantienen en la morfología dental. *H. vireti* y *H. rubricati* son similares, pues aunque Black (1965) menciona la falta de cíngulo anterior en M₁ y M₂ de *H. vireti* de Estrepouy, en las figuras del autor se observa un cíngulo anterior reducido, y, al igual que en *H. rubricati* algunas formas pueden presentar este elemento de la dentición reducido.

La comparación de las medidas entre las dos especies de *Heteroxerus* más representadas en la cuenca, *H. rubricati* y *H. grivensis*, puede verse en los diagramas de dispersión lineal de las Fig. 7-16 y en los histogramas de las Fig. 49-56.

Otro carácter que asemeja *H. rubricati* con *H. vireti* diferenciándolo de *H. lavocati* es el del entolofido bien desarrollado en M₁ y M₂ de *H. rubricati* y *H. vireti*. Según Hugueney (1969) esta cresta es incipiente o inexistente en *H. lavocati*.

En los molares superiores, aparte del tamaño, las diferencias entre *H. vireti* y *H. rubricati* con *H. lavocati* no son tan marcadas. Se puede señalar, sin embargo, que en *H. lavocati* el metalofa es libre en la mayor parte de los ejemplares, incluso ligeramente dirigido hacia el protocono mientras que en *H. rubricati* y en *H. vireti* el metalofa está individualizado del protocono y se suele observar una tendencia a unirse con el posterolofa.

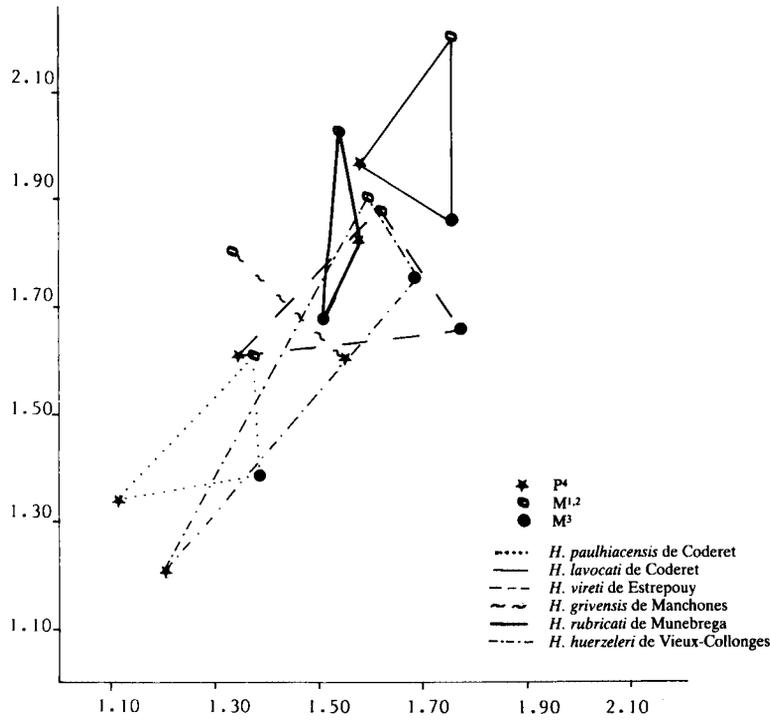


Fig. 23. Medidas de $M_{1,2}$ de especies de *Heteroxerus* obtenidas en la literatura.

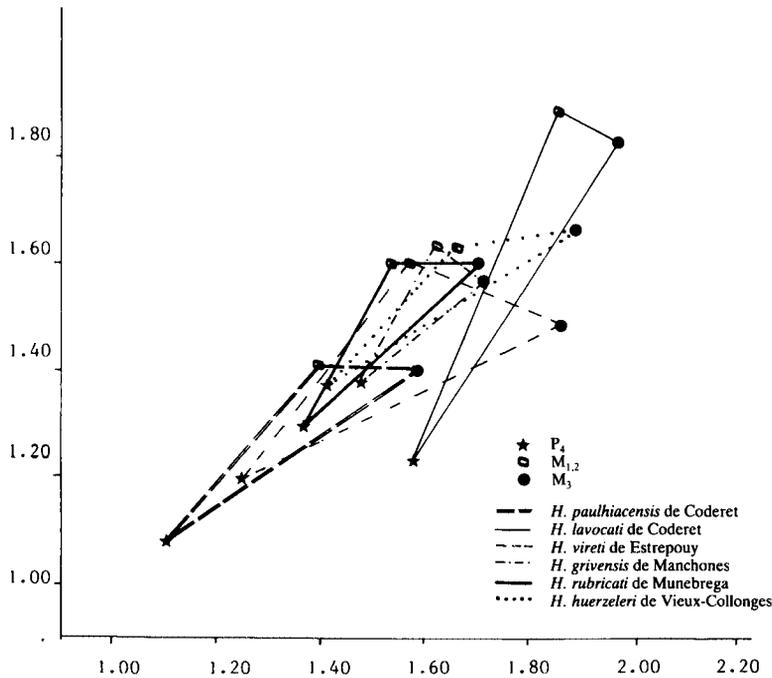


Fig. 24. Medidas de $M_{1,2}$ de especies de *Heteroxerus* obtenidas en la literatura.

La escasez de material de Estrepouy sobre el que Black (1965) definió la nueva especie de *H. vireti* y la semejanza de esta forma con *H. rubricati* nos permite proponer una sinonimia entre *H. vireti* y *H. rubricati* prevaleciendo *H. rubricati* por haber sido definida anteriormente por Crusafont, de Villalta & Truyols en 1955.

En las Fig. 31-37 se puede apreciar la enorme diferencia de tamaño y forma de la superficie oclusal entre *Atlantoxerus idubedensis*, *H. grivensis* y *H. rubricati*.

Heteroxerus grivensis (Forsyth Major, 1893)

- 1893 *Xerus grivensis* sp. nov. – Forsyth Major, p. 191, lám. 10, fig. 2, 3.
 pars 1951 *Heteroxerus huerzeleri* gen. nov., sp. nov. – Stehlin & Schaub, p. 200, fig. 300.
 1967 *Heteroxerus grivensis* – de Bruijn, p. 319, lám. 9, fig. 1-10.
 ? 1968 *Heteroxerus* cf. *rubricati* – de Bruijn & Mein, p. 75, lám. 1, fig. 12-14.
 1968 *Heteroxerus* cf. *huerzeleri* – de Bruijn & Mein, p. 76, 77, lám. 1, fig. 15, 16.
 1981 *Heteroxerus* cf. *huerzeleri* – Sesé Benito & López Martínez, p. 371, fig. 3-5.
 1983 *Heteroxerus* cf. *huerzeleri* – Lacomba, p. 13, lám. 1, fig. 1-11.

Observaciones — En la descripción original, efectuada sobre una mandíbula izquierda del yacimiento de La Grive, Forsyth Major hace referencia al pequeño tamaño de la nueva especie de '*Xerus*'. Considera, como otros caracteres relevantes de la nueva especie, la marcada lofodondia, la braquiodondia y el metalofo incompleto de los molares. Estos, junto con los incisivos desprovistos de costulaciones verticales son caracteres que el autor señala como distintivos de la nueva especie.

En la revisión de los Sciuridae de la Cuenca de Calatayud, de Bruijn (1967) describe nuevamente *Heteroxerus grivensis*, completando la descripción de Forsyth Major y escribiendo una nueva diagnosis así como un diagnóstico enmendado y diferencial.

Distribución temporal y geográfica — La distribución temporal de la especie *Heteroxerus grivensis* en la Cuenca de Calatayud-Montalbán puede ser observada en la Fig. 46 y la distribución en Europa en la Fig. 45.

Material y medidas

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Las Planas 4A								
D ⁴	2	1.75	—	1.85	2	1.80	—	2.00
P ⁴	3	1.55	1.68	1.80	2	1.89	—	2.00
M ¹	2	1.79	—	1.80	2	2.25	—	2.30
M ²	5	1.80	1.86	1.98	5	2.06	2.28	2.45
M ³	4	1.80	1.89	1.99	4	2.00	2.07	2.15
D ₄	1	—	1.81	—	1	—	1.50	—
P ₄	3	1.58	1.63	1.70	3	1.37	1.44	1.48
M ₁	3	1.90	1.93	1.99	3	1.80	1.90	2.04
M ₂	5	1.85	1.92	1.98	5	1.91	2.05	2.14
M ₃	1	—	2.07	—	1	—	1.70	—

Las Planas 4B								
D ⁴	2	1.60	—	1.60	2	1.70	—	1.70
P ⁴	2	1.45	—	1.46	2	1.80	—	1.88
M ¹	3	1.60	1.73	1.85	3	1.98	2.15	2.32
M ²	6	1.69	1.77	1.90	6	2.05	2.14	2.29
M ³	1	—	1.85	—	1	—	1.94	—
D ₄	2	1.45	—	1.49	2	1.18	—	1.20
P ₄	2	1.48	—	1.53	2	1.40	—	1.58
M ₁	6	1.58	1.83	2.00	6	1.60	1.76	1.90
M ₂	11	1.64	1.82	2.03	11	1.65	1.88	2.05
M ₃	4	1.75	1.85	1.90	4	1.72	1.76	1.78
Las Planas 4C								
D ⁴	1	—	1.60	—	1	—	1.58	—
M ¹	2	1.68	—	1.75	0	—	—	—
M ²	1	—	1.80	—	1	—	2.10	—
M ³	1	—	1.80	—	0	—	—	—
Valalto 2B								
M ²	2	1.73	—	1.78	2	2.10	—	2.15
Valalto 2C								
D ⁴	4	1.60	1.70	1.80	5	1.55	1.70	1.90
P ⁴	2	1.50	—	1.55	2	1.84	—	2.00
M ¹	1	—	1.75	—	1	—	2.40	—
M ²	3	1.67	1.77	1.82	3	2.19	2.20	2.20
M ³	2	1.80	—	1.96	1	—	2.10	—
M ₁	6	1.78	1.95	2.06	6	1.70	1.82	2.06
M ₂	5	1.85	1.87	1.90	5	1.80	1.88	2.00
M ₃	2	2.11	—	2.20	2	1.98	—	2.11
Las Planas 5B								
D ⁴	1	—	1.80	—	0	—	—	—
P ⁴	0	—	—	—	1	—	2.00	—
M ¹	1	—	1.80	—	1	—	2.30	—
M ²	1	—	1.73	—	1	—	2.30	—
M ³	3	1.83	1.87	1.93	2	1.93	—	2.05
D ₄	3	1.40	1.49	1.57	3	1.18	1.20	1.23
M ₁	4	1.76	1.87	2.06	4	1.65	1.72	1.76
M ₂	1	—	1.79	—	1	—	2.00	—
M ₃	2	2.00	—	2.05	1	—	1.89	—
Valalto 1								
P ⁴	1	—	1.55	—	1	—	1.95	—
M ²	1	—	1.80	—	1	—	2.30	—
M ³	1	—	1.80	—	1	—	2.00	—
D ₄	2	1.34	—	1.50	2	1.15	—	1.20
P ₄	1	—	1.65	—	1	—	1.60	—
M ₂	1	—	2.06	—	1	—	2.20	—
M ₃	1	—	1.88	—	0	—	—	—

Manchones

D ⁴	23	1.53	1.71	1.92	21	1.59	1.70	1.90
P ⁴	10	1.45	1.53	1.60	10	1.66	1.85	1.96
M ¹	26	1.60	1.73	1.90	26	1.98	2.17	2.39
M ²	34	1.62	1.79	1.96	34	2.08	2.25	2.45
M ³	47	1.63	1.76	2.01	47	1.69	1.89	2.09
D ₄	26	1.36	1.48	1.63	25	1.10	1.23	1.46
P ₄	20	1.49	1.64	1.83	20	1.35	1.54	1.80
M ₁	22	1.80	1.95	2.19	22	1.60	1.84	2.10
M ₂	28	1.82	1.99	1.23	28	1.81	1.97	2.10
M ₃	52	1.75	1.95	2.20	51	1.69	1.85	2.00

Borjas

D ⁴	5	1.50	1.64	1.80	5	1.50	1.67	1.80
P ⁴	0	—	—	—	1	—	1.95	—
M ¹	6	1.60	1.73	1.80	6	2.10	2.20	2.40
M ²	3	1.70	1.77	1.80	3	2.25	2.32	2.40
M ³	4	1.75	1.84	1.90	4	1.90	1.94	2.00
D ₄	4	1.50	1.54	1.57	4	1.08	1.23	1.37
P ₄	1	—	1.64	—	1	—	1.67	—
M ₁	8	1.75	1.87	1.99	8	1.73	1.84	1.95
M ₂	6	1.80	1.93	2.10	6	1.82	1.91	1.97
M ₃	3	1.90	2.08	2.18	3	1.70	1.79	1.88

Alcocer 2

P ⁴	1	—	1.55	—	1	—	1.80	—
M ²	1	—	1.82	—	1	—	2.10	—
D ₄	1	—	1.60	—	1	—	1.32	—
P ₄	1	—	1.52	—	1	—	1.50	—
M ₂	2	1.78	—	1.85	2	1.90	—	1.90

Toril 1

D ⁴	6	1.53	1.59	1.75	4	1.47	1.63	1.70
P ⁴	1	—	1.48	—	2	1.70	—	1.82
M ¹	4	1.56	1.64	1.70	4	2.00	2.06	2.10
M ²	7	1.62	1.76	1.85	7	2.10	2.24	2.40
M ³	8	1.70	1.77	1.85	8	1.75	1.84	1.90
D ₄	3	1.49	1.53	1.60	4	1.15	1.20	1.30
P ₄	1	—	1.60	—	1	—	1.48	—
M ₁	8	1.71	1.81	1.90	8	1.68	1.77	1.93
M ₂	7	1.64	1.83	1.90	7	1.68	1.88	2.00
M ₃	7	1.75	1.95	2.10	4	1.70	1.82	2.00

Solera

M ²	1	—	1.72	—	1	—	2.13	—
M ³	2	1.70	—	1.78	2	1.80	—	1.80
D ₄	1	—	1.36	—	1	—	1.08	—
P ₄	1	—	1.30	—	2	1.50	—	1.55
M ₁	1	—	2.00	—	1	—	1.90	—
M ₂	1	—	1.92	—	1	—	1.84	—
M ₃	4	1.93	2.09	2.21	4	1.92	1.97	2.02

Morfocaracteres M ¹	1	2	3	4		
						
Yacimientos						N
Toril		3	4			7
Borjas			6	1		7
Manchones	7	12	8			27
Las Planas 5B		1				1
Valalto 2C	1	1				2
Las Planas 4C		2				2
Las Planas 4B	1		2			3
Las Planas 4A	2	1				3
Regajo 2			1			1
Valdemoros 3A		1				1

Fig. 25. Morfocaracteres de M¹ de *Heteroxerus grivensis*.*Descripción de la superficie oclusal*

D⁴ — Es triangular o subredondeado, con las cúspides grandes y redondeadas y crestas cortas. Se observan cuatro cúspides principales: protocono, paracono, metacono e hipocono, y tres cónulos: anterocónulo, metacónulo e hipocónulo, en algunos ejemplares se distingue el protocónulo. El anterocónulo es normal o grande y aislado. El hipocónulo es alargado, y en la mayoría de los ejemplares el posterolofos se queda reducido a una corta y baja prolongación del hipocónulo. Se distinguen dos crestas transversales: el protolofos y el metalofos. En general el metalofos es incompleto y libre pero puede estar unido al posterolofos en algunos ejemplares. En la mayor parte de los ejemplares se observa un alto parastilo que puede estar desdoblado en dos. En general está aislado y en algunos ejemplares se desarrolla un mesostilo.

P⁴ — Es rectangular con la cara anterior ligeramente cóncava. Las cúspides principales son: protocono, paracono, metacono e hipocono. El hipocono es tan grande como el protocono y se encuentra casi adosado a éste. Los cónulos están menos desarrollados. Se distingue el metacónulo grande y en algunos ejemplares el hipocónulo. En pocos ejemplares el anterocónulo alcanza un desarrollo similar al del D⁴. Las crestas transversales son cortas. Se distinguen el protolofos y el metalofos. El protolofos es completo o ahilado hacia el protocono. El metalofos es corto e incompleto, generalmente unido por la conexión longitudinal al posterolofos. En solo un ejemplar se observa una proyección del metacónulo hacia el protocono. En algunos ejemplares se observa un parastilo, más reducido que el del D⁴. El mesostilo es raro.

M¹ y M² — Son anchos y largos, subcuadrados a rectangulares. La cara labial suele ser más ancha que la lingual. En algunos ejemplares se observa la superficie oclusal ligeramente cóncava. Las cuatro cúspides principales son altas: protocono, paracono, metacono e hipocono. Destaca el protocono por ser el más robusto. En general se observan tres cónulos: anterocónulo, metacónulo e hipocónulo. En algunos ejemplares se observa también el protocónulo. El anterocónulo puede ser pequeño o grueso y proyectado hacia la parte anterior. El metacónulo está en general más reducido que el metacono. El hipocónulo es alto y alargado en general, aunque en algunos ejemplares se

Morfocaracteres M ²	1	2	3	4
				
Yacimientos				N
Solera			2	2
Toril		2	10	12
Alcocer		1		1
Borjas		1	4	5
Manchones		17	18	35
Valalto 1		1		1
Las Planas 5B		1	1	2
Valalto 2C		3	3	6
Valalto 2B		2		2
Las Planas 4C			1	1
Las Planas 4B		2	5	7
Las Planas 4A		1	4	5
Regajo 2			1	1
Valdemoros 3A		1	1	2

Fig. 26. Morfocaracteres de M² de *Heteroxerus grivensis*.

eclipsa en el posterolofa. Las crestas transversales son largas: anterolofa, protolofa, metalofa y posterolofa. El metalofa está en general unido al posterolofa por finas conexiones longitudinales entre metacónulo e hipocónulo. Pocos ejemplares presentan el metalofa fundido con el posterolofa y en algunos ejemplares se observa el metalofa libre. El M² presenta el metalofa diagonal. En M¹ es transversa. En algunos ejemplares se observa un parastilo alargado pero pequeño, y una cresta mesostilaria o mesostilo adosado a las cúspides labiales.

M³ — Es poligonal a triangular con los bordes y los vértices redondeados. El perímetro del molar está redondeado por murallas que solo se interrumpen entre metacono y paracono. La parte posterior puede ser estrecha y ligeramente proyectada hacia atrás. Las cúspides principales son cuatro: protocono, paracono, metacono e hipocono. En general las dos anteriores están bien desarrolladas y las dos posteriores reducidas. Se distinguen los cuatro cónulos, pero los más desarrollados son el anterocónulo y el protocónulo. El anterocónulo suele estar proyectado hacia la parte anterior. En un ejemplar se observa un raro metacónulo desdoblado en dos. Las crestas transversales son cuatro: anterolofa, protolofa, metalofa y posterolofa. El metalofa puede estar unido al posterolofa o libre. Algunos ejemplares presentan el metacónulo aislado, sin metalofa que lo una al metacono. En general se observa un parastilo. En algunos ejemplares se aprecia un pequeño mesostilo.

D₄ — En general es alargado, con forma de lengüeta. Se observan cuatro cúspides principales bien desarrolladas, y altas: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. El hipocónido es alargado. En algunos ejemplares las cúspides están ocupando una posición muy anterior, situándose el protocónido por delante del metacónido. De los cónulos se distinguen el anteroconúlido, en general de gran tamaño y aislado y el hipoconúlido que es alto y grueso. Las crestas transversales son finas. Se distinguen metalófidio, entolófidio y posterolófidio. El posterolófidio es de menor altura que el resto

Morfocaracteres P ₄	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Manchones	11	5	4	20
Las Planas 4B	2			2

Fig. 27. Morfocaracteres de P₄ de *Heteroxerus grivensis*.

de las crestas. En algunos D₄ el metalófidio está reducido. El entolófidio puede ser completo o incompleto. En algunos ejemplares se observa un reducido cíngulo anterior. El sénido es amplio, somero y transverso.

P₄ — Es corto y ancho. Se observan cuatro cúspides principales bien desarrolladas: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. Las dos anteriores son muy altas y de base amplia. Se encuentran semiadosadas. De las crestas transversales sólo están desarrolladas el entolófidio y el posterolófidio. El posterolófidio en general es reducido. De los cónulos, el hipoconúlido es el que está bien desarrollado. En algunos ejemplares se observa un reducido anteroconúlido que forma un pequeño repliegue anterior. En sólo un ejemplar se observa un mesolófidio. Se puede apreciar un pequeño cíngulo anterior subdesarrollado. El sénido es somero y algo oblicuo.

M₁ y M₂ — Son rectangulares, ligeramente romboidales. Algunos son de gran anchura por lo que adquieren una forma subcuadrada. Se observan cuatro cúspides principales bien desarrolladas: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. El metacónido sobresale por su altura. Se desarrollan dos cónulos grandes y semiaislados: anteroconúlido e hipoconúlido. El anteroconúlido es redondeado, puede estar aislado,

Morfocaracteres M ₁	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Solera			1	1
Toril			7	7
Borjas		1	7	8
Manchones		4	16	20
Las Planas 5B		2	2	4
Valalto 2C	1		1	2
Las Planas 4B	1	1	6	8
Las Planas 4A		1	3	4

Fig. 28. Morfocaracteres de M₁ de *Heteroxerus grivensis*.

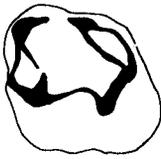
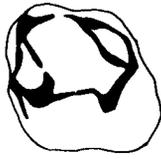
Morfocaracteres M_2	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Solera			2	2
Toril		1	8	9
Alcocer 2		1	1	2
Borjas	1	1	4	6
Manchones	5	6	18	29
Las Planas 5B			1	1
Las Planas		2	8	10
Las Planas 4A		5	4	9

Fig. 29. Morfocaracteres de M_2 de *Heteroxerus grivensis*.

adosado al metacónido o adosado al protocónido. El hipoconúlido sobresale hacia la parte posterior destacándose del posterolófido. En algunos ejemplares forma un repliegue posterior. Un pequeño mesocónido puede aparecer en algunos ejemplares, sino individualizado, sí como un engrosamiento entre las cúspides linguales. De las crestas transversales sólo el entolófido es completo. En la mayoría de los ejemplares se pueden observar el metalófido y el posterolófido incompletos y reducidos. El anterolófido es inexistente o residual. En este último caso se convierte en una mera unión entre anteroconúlido y protocónido. Las crestas transversales son finas. En todos los ejemplares el cingulo anterior está bien desarrollado. El sérido es profundo, estrecho y diagonal.

M_3 — Tiene forma de lengüeta; la pared anterior es recta y la posterior redondeada y estrecha. Puesto que el entocónido llega a eclipsarse en el ectolófido, en general sólo son observables tres cúspides principales: protocónido, metacónido e hipoconúlido. El metacónido es la cúspide más alta, como en M_1 y M_2 pero se sitúa en una posición más delantera con respecto al protocónido. El hipoconúlido es redondeado o alargado, de amplia base y de poca altura. Se distinguen dos cónulos: anteroconúlido e hipoconúlido. El anteroconúlido está casi difuminado en el anterolófido. El hipoconúlido puede ser pequeño o grueso, generalmente alargado. En algunos ejemplares forma un repliegue posterior como en M_1 y M_2 . Algunos ejemplares pueden tener mesocónido. Las crestas transversales, a excepción del posterolófido, están reducidas. El anterolófido varía de completo a inexistente. El metalófido es incompleto y tiende a dirigirse hacia la parte posterior desde el protocónido. El entolófido falta por lo general. El posterolófido es continuo desde el hipoconúlido hasta la base del metacónido. En la mayoría de los ejemplares se observa cingulo anterior, en general más reducido que el de M_1 y M_2 . El sérido es más profundo y diagonal que en M_1 y M_2 .

Análisis de la variabilidad morfológica — Las poblaciones de *H. grivensis* se agrupan en los mismos morfocaracteres que *H. rubricati* y las del género *Atlantoxerus*. Así pues tenemos los mismos morfocaracteres 1, 2, 3, 4 para M^1 y M^2 y los morfocaracteres 5, 6, 7 para P_4 , M_1 , M_2 y M_3 . La distribución de los morfocaracteres puede verse en las Fig. 25-30.

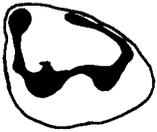
Morfocaracteres M ₃	5	6	7	
				
Yacimientos				N
Solera	1	2	3	6
Toril	1	2	5	8
Borjas		2	1	3
Manchones	3	21	23	47
Las Planas 5B			1	1
Las Planas 4A			1	1
Regajo 2			2	2
Valdemoros 3A			1	1

Fig. 30. Morfocaracteres de M₃ de *Heteroxerus grivensis*.

Conclusiones — En M¹ de *H. grivensis* se observan los cuatro morfocaracteres; aunque 1 y 4 estén escasamente representados. En M² se observan exclusivamente los morfocaracteres 2 y 3 (Fig. 25 y 26). El P₄ presenta los tres morfocaracteres, siendo el 5 el más representado (Fig. 27). Tanto en M₁ como en M₂ el morfocaracter predominante es el 7 (Fig. 28 y 29). El M₃ de *H. grivensis* presenta el cíngulo anterior bien desarrollado en general (Fig. 30).

Discusión

H. grivensis de la fosa de Calatayud-Montalbán había sido estudiado por de Bruijn en 1967: el de Armantes 7 y Manchones. En el presente trabajo se ha revisado de nuevo el material de Manchones. Coincidimos en la descripción de *Heteroxerus grivensis* de Manchones dada por el autor y señalamos nuevos caracteres como el del cíngulo anterior, la forma del sénido y el desarrollo de los cónulos.

La sinonimia entre *H. grivensis* y *H. huerzeleri* se ha establecido siguiendo los siguientes criterios: *H. huerzeleri* es definido por Stehlin & Schaub en 1951 como un *Heteroxerus* que se diferencia de la especie *H. grivensis* por '... la cresta posterior del trigónido, que en *H. grivensis* no se interrumpe más que en M₃, en *H. huerzeleri* se encuentra interrumpida también en M₁ y M₂. Además la parte lingual de la cresta ha desaparecido en el M₃ de *H. huerzeleri*...' (la cresta posterior del trigónido es equivalente a la cresta que une un metacónido con protocónido y que en la nomenclatura propuesta se considera como metalófido).

Para de Bruijn (1967) *H. huerzeleri* de Vermes se parece al holotipo de *H. grivensis* de La Grive. Este autor señala que no se puede acabar con la sinonimia de ambas especies por desconocer la variabilidad existente en las poblaciones de Vermes y La Grive. Sin embargo, considera que la forma de Vieux-Collonges definida por Mein (1958) como *H. huerzeleri* es en realidad un *H. rubricati*, opinión con la que estamos de acuerdo, dadas las medidas y la morfología de la forma de Vieux-Collonges.

Bajo el nombre de *H. huerzeleri* y *H. cf. huerzeleri* se han descrito las formas de los yacimientos de Vermes (Stehlin & Schaub, 1951); Pedregueras 1A, Masía del Barbo 2 (de Bruijn & Mein, 1968); Valles de Fuentidueña (Sesé Benito & López Martínez, 1981)

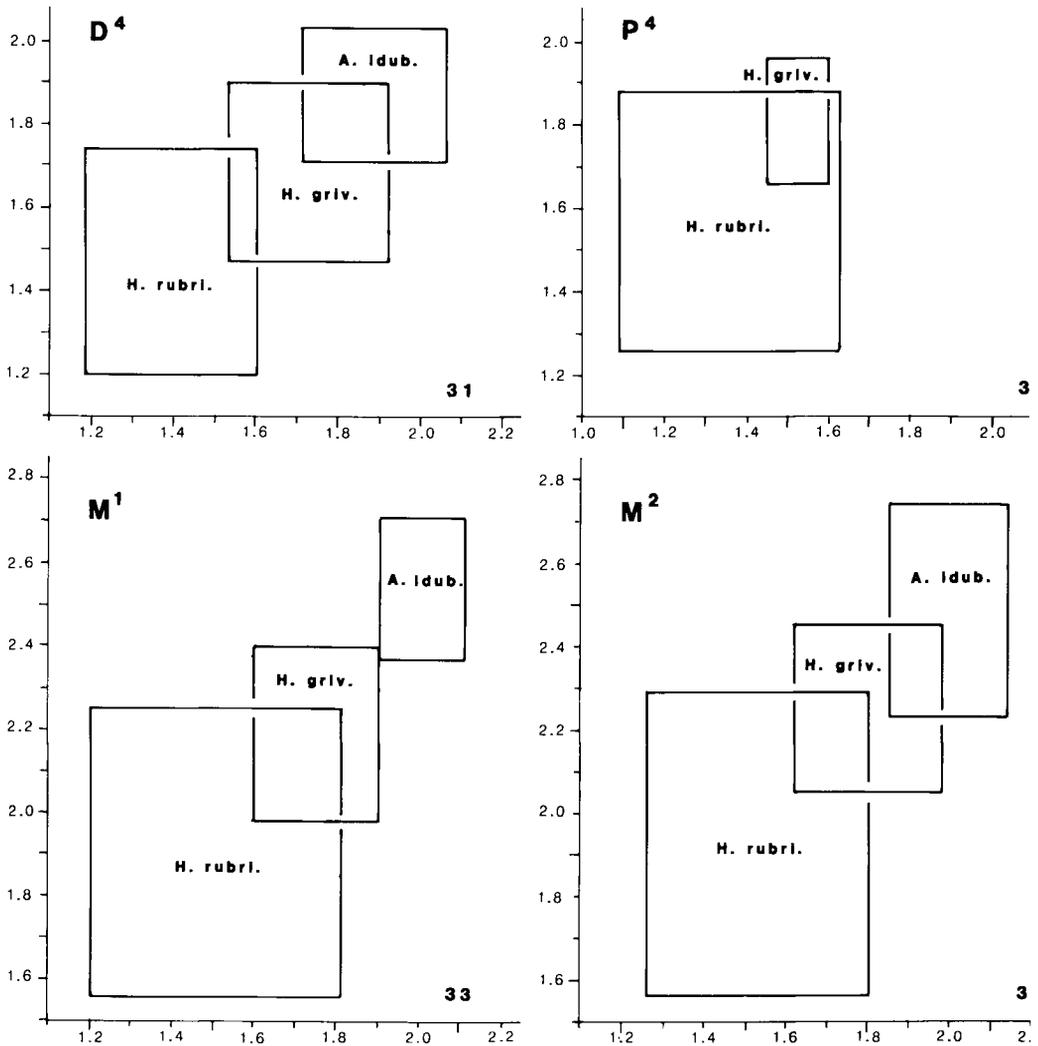


Fig. 31-34. Comparación de Longitud/Anchura de la dentición superior entre las poblaciones de *Heteroxerus rubricati*, *H. grivensis* y *Atlantoxerus idubedensis* de la fosa de Calatayud-Montalbán. Las áreas encerradas dentro de los rectángulos corresponden a los valores máximo y mínimo de la longitud (en abscisas) y la anchura (en ordenadas).

y Molina de Aragón (Lacomba, 1983). Si comparamos las medidas del material estudiado (véanse las tablas de medidas correspondientes a *Heteroxerus grivensis* de la fosa) observamos que *H. cf. huerzeleri* de Molina de Aragón, Masía del Barbo y Pedregueras 1A es ligeramente más pequeño que el de los Valles de Fuentidueña y *H. grivensis* de los yacimientos estudiados en la fosa de Calatayud-Montalbán, pero las diferencias morfológicas son insignificantes. Tanto en *H. huerzeleri* como en *H. cf. huerzeleri* y *H. grivensis* mencionados, en M¹ y M² el metalofo está unido al posterolofo y en los molares inferiores se observa un cingulo anterior bien desarrollado, el metalófido es incompleto y el entolófido completo, unido a un fuerte hipoconúlido que forma un ligero resalte posterior.

El carácter considerado por algunos autores como distintivo de *H. grivensis* (véase de Bruijn, 1967) es el de la mayor anchura con respecto a la longitud. Este carácter en

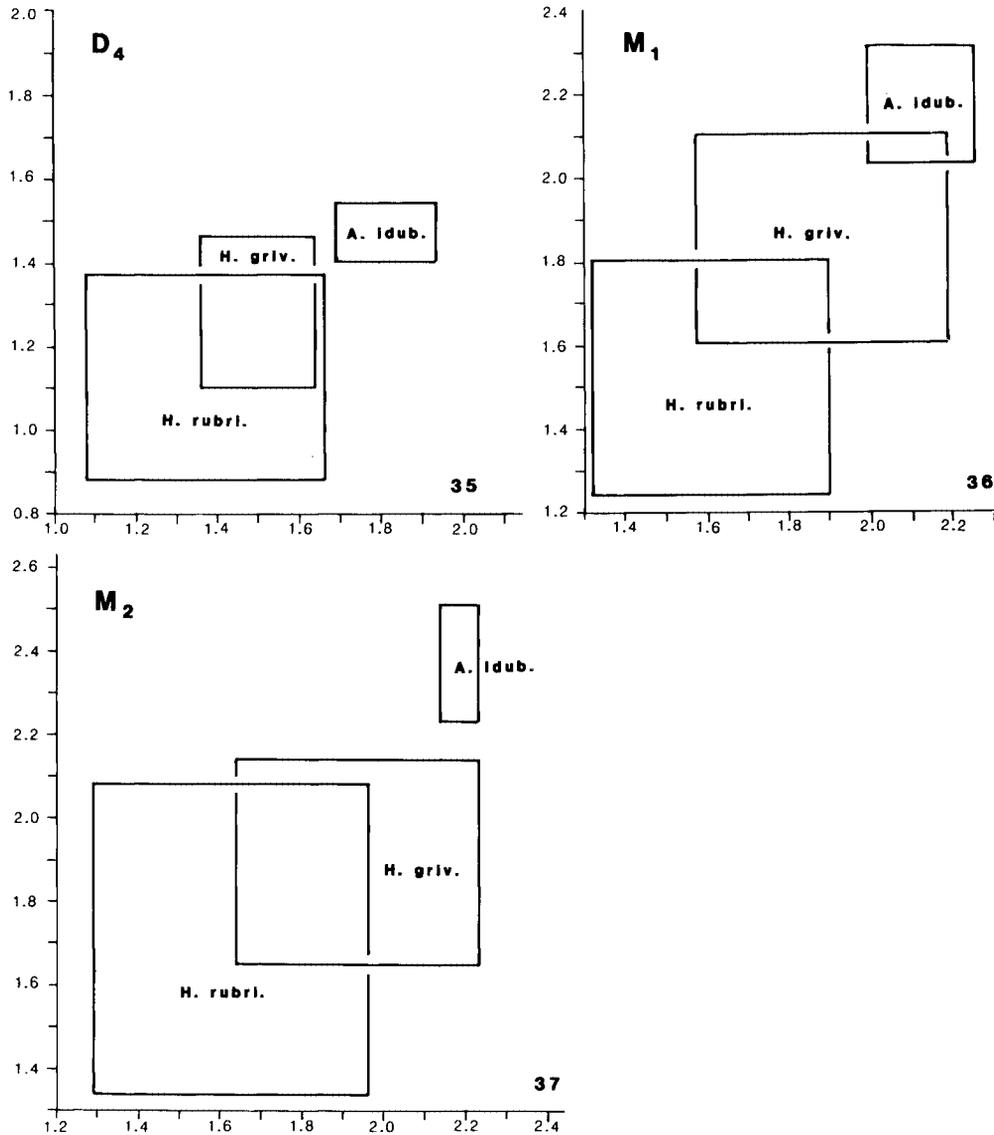


Fig. 35-37. Comparación de Longitud/Anchura de la dentición inferior entre las poblaciones de *Heteroxerus rubricati*, *H. grivensis* y *Atlantoxerus idubedensis* de la fosa de Calatayud-Montalbán. Las áreas encerradas dentro de los rectángulos corresponden a los valores máximo y mínimo de la longitud (en abscisas) y la anchura (en ordenadas).

nuestra opinión es un carácter asociado a la talla; cuanto mayores son las dimensiones de los molares, mayor es la anchura con respecto a la longitud. Esto se puede observar si comparamos las especies de *Heteroxerus* entre sí, desde la más pequeña hasta la más grande, como se puede apreciar en las Fig. 31-37, en las que se comparan las medidas de la longitud y anchura máximas para las poblaciones de las especies *H. rubricati*, *H. grivensis* y *Atlantoxerus idubedensis*. La semejanza de tamaño entre las especies *H. grivensis* y *H. huerzeleri* se aprecia asimismo en las Fig. 23 y 24.

El solapamiento de tamaños entre *H. rubricati* y *H. grivensis* queda puesto de manifiesto en los histogramas de las Fig. 49-54.

Las características comunes a las formas *H. cf. huerzeleri*, *H. huerzeleri* y *H. grivensis* nos hacen ver que se pueden incluir todas ellas dentro de la especie *H. grivensis*. Las diferencias de estas formas con *H. rubricati* no son demasiado grandes, pues hay un solapamiento bastante importante entre los tamaños extremos de ambas especies y la morfología de la superficie oclusal es similar.

Se han distinguido, sin embargo, varias diferencias entre la especie *H. grivensis* (incluidas las formas de *H. huerzeleri* mencionadas) y la especie *H. rubricati*:

La unión del metalofo con el posterolofo es variable en *H. rubricati* mientras que en *H. grivensis* s.l. es prácticamente constante.

El cíngulo anterior está bien desarrollado en todos los molares inferiores de *H. grivensis* s.l., mientras que en *H. rubricati* está de bien desarrollado a inexistente, especialmente en las poblaciones más viejas de esta especie.

Las poblaciones de *H. rubricati* de los yacimientos asignados a las biozonas B, C, D y E son de menor tamaño que cualquier población de *H. grivensis* (véanse los diagramas de dispersión lineal, Fig. 7-16). En las Fig. 31-37 se puede apreciar la enorme diferencia de tamaño y forma de la superficie oclusal entre *Atlantoxerus idubedensis*, *H. grivensis* y *H. rubricati*.

Heteroxerus cf. paulhiacensis Black, 1963

En la fosa de Calatayud-Montalbán se ha encontrado una escasa representación de este taxón. La especie fue definida por Black en 1963 en el yacimiento francés de Paulhiac. En el yacimiento de Ramblar 7 se han encontrado un D⁴ y un M¹ cuyo tamaño se asemeja a la especie, pero debido a la falta de mejor y más material lo hemos consignado como *Heteroxerus cf. paulhiacensis*.

Material y medidas

D⁴ 1.00 × 1.14

M¹ 1.20 × 1.66.

Descripción de la superficie oclusal

D⁴ es triangular, con las cúspides gruesas y redondeadas y, a excepción del anterolofo, crestas cortas. Las cúspides principales son: paracono, protocono, metacono e hipocono. Se distinguen también el anterocónulo y el hipocónulo reducidos. El metacónulo es inexistente. El metalofo es corto y libre y el posterolofo de poca altura.

M¹ es rectangular, de cúspides gruesas y redondeadas y crestas cortas. Se pueden observar además de las cuatro cúspides principales, el anterocónulo, protocónulo y metacónulo bien formados. El metalofo es corto y unido al posterolofo. Esta cresta posterior es de poca altura.

Discusión — Morfológicamente, este pequeño ejemplar de Ramblar 7 es idéntico a *H. rubricati*, pero dado su pequeño tamaño, que lo hace similar a *H. paulhiacensis* no podemos considerarlo como *H. rubricati*.

Atlantoxerus Forsyth Major, 1893
(= *Getuloxerus* Lavocat, 1961)

Especie tipo — *Sciurus getulus* L., 1758.

Morfocaracteres M ¹	1	2	3	4
				
Yacimientos				N
<i>A. getulus</i>		13	7	20
Valalto 2C		1		1
Villafeliche 4A		1		1
Olmo Redondo 5		1		1
Vargas 1A		8	1	9
San Roque 2		1		1
San Roque 1		3		3
Olmo Redondo 3		1		1

Fig. 38. Morfocaracteres de M¹ de *Atlantoxerus*.

El autor del género, Forsyth Major, 1893, lo consideraba como un subgénero del género *Xerus*. No da ningún tipo de diagnosis subgenérica. *Xerus* es un género que agrupa exclusivamente a especies actuales.

Diagnosis propuesta — Los molares superiores son anchos y rectangulares a excepción del D⁴ y el M³ que son triangulares. El premolar adquiere el mismo desarrollo que los molares pero es de menor tamaño. M¹ y M² tienen cúspides robustas y redondeadas y dos fuertes cónulos: anterocónulo e hipocónulo. El metalofo es corto, grueso y libre. En la mayoría de los ejemplares se observa una cresta semiunida al metacono, que es como un mesostilo residual (le llamaremos en adelante 'cresta mesostilaria'). En M³ se observa un corto metalofo residual. Los molares inferiores son rectangulares y largos a excepción del D₄ que es trapezoidal a triangular y del M₃ que tiene forma de lengüeta. En M₁ y M₂ se observan el anterolófido completo, el metalófido de completo a incompleto, el entolófido bien desarrollado y dos gruesos cónulos: anteroconúlido e hipoconúlido. En algunas especies se observa cíngulo anterior en algunos de sus ejemplares, muy reducido. El sérido es transversal y ligeramente somero. En general se observan ornamentaciones en el fondo de éste.

Diagnosis diferencial — Este género, similar a *Heteroxerus*, se diferencia por su gran tamaño, por la sencillez de la morfología oclusal de su dentición, la mayor hipsodancia de la corona, cúspides y cónulos más redondeados y crestas más gruesas. En *Atlantoxerus* el cíngulo anterior no alcanza el desarrollo que presenta en *Heteroxerus*.

Distribución temporal y geográfica — La única especie actual del género, *Atlantoxerus getulus*, se encuentra en el Norte de África y en las Islas Canarias. Las especies fósiles se conocen desde el Mioceno medio en Europa y desde el Mioceno medio-superior en el Norte de África. En las Islas Canarias fueron introducidas por el hombre en 1965 (Machado, inéd.) (véase cuadro de distribución).

Morfocaracteres M ²	1	2	3	4	
					
Yacimientos					N
<i>A. getulus</i>		19	1		20
Vargas 1A		9			9
San Roque 2		1			1
San Roque 1		4			4
Olmo Redondo 3		2			2
Olmo Redondo 2		1			1
Olmo Redondo 1		1	1		2

Fig. 39. Morfocaracteres de M² de *Atlantoxerus*.

Especies atribuidas al género

Atlantoxerus getulus (L., 1758)

Atlantoxerus tadlae (Lavocat, 1961)

Atlantoxerus blacki (de Bruijn, 1967)

Atlantoxerus adroveri (de Bruijn & Mein, 1968)

Atlantoxerus rhodius (de Bruijn, Dawson & Mein, 1970)

Atlantoxerus idubedensis sp. nov.

Descripción de los morfocaracteres dentarios — Son los mismos que los descritos para *Heteroxerus rubricati*. La forma de agruparse puede verse en las Fig. 38-43. Se comparan los morfocaracteres de la especie actual de *Atlantoxerus getulus* con las especies fósiles de la fosa de Calatayud-Montalbán: *A. idubedensis* (Olmo Redondo 1, 2, 3 y 5; San Roque 1 y 2; Villafeliche 4A y Córcoles) y *A. blacki* (Villafeliche 4A y Valalto 2C).

La elaboración de histogramas con las medidas, (Longitud y Anchura) ha permitido observar que las medidas se distribuyen en distribuciones normales (ver Fig. 55-59).

Atlantoxerus getulus (L., 1758)

Lám. 3, fig. E-F.

1758 *Sciurus getulus* – Linnaeus, p. 64.

1893 *Xerus (Atlantoxerus) getulus* – Forsyth Major, p. 189.

1982 *Atlantoxerus getulus* – Machado & Domínguez (con otros sinónimos anteriores).

Atlantoxerus getulus es una especie de Xerini actual que vive en áreas desérticas a semidesérticas del Atlas marroquí y por influencia humana en la Isla de Fuerteventura (Canarias). Su tamaño es similar al de la ardilla conocida en Europa como ardilla roja, *Sciurus vulgaris* L., 1758; pero difiere notablemente en su morfología externa y en su morfología dental. Se caracteriza por el pelaje claro (ocre-pardo) y cuatro franjas longitudinales en el lomo. La cola es mediana y esponjosa.

Morfocaracteres P ₄	5	6	7
			
Yacimientos			N
<i>A. getulus</i>	3		3
Villafeliche 4A	1	1	2
Vargas 1A	3		3
San Roque 2	2		2
San Roque 1	1	1	2

Fig. 40. Morfocaracteres de P₄ de *Atlantoxerus*.*Material y medidas*

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
D ⁴	18	1.61	1.72	1.82	18	1.58	1.73	2.12
P ⁴	2	1.76	—	1.81	2	2.12	—	2.33
M ¹	20	2.06	2.15	2.21	20	2.48	2.74	2.97
M ²	20	2.12	2.24	2.33	20	2.51	2.80	3.00
M ³	20	2.24	2.56	2.64	20	2.26	2.53	2.85
D ₄	1	—	1.45	—	1	—	1.21	—
P ₄	19	1.30	1.59	2.00	18	0.97	1.56	2.00
M ₁	20	2.09	2.19	2.36	20	1.88	2.26	2.58
M ₂	20	2.18	2.38	2.49	20	2.12	2.50	2.76
M ₃	19	2.42	2.74	3.03	19	2.24	2.44	2.85

Descripción de la superficie oclusal

P³ — En todos los maxilares se observa un P³.

D⁴ — Es triangular, con la raíz anterolabial proyectada hacia adelante. Encima de esta raíz se sitúa un gran parastilo aislado. Presenta las cuatro cúspides principales: paracono, metacono, protocono e hipocono y un cónulo, el metacónulo. Se observan cuatro crestas transversales reducidas: anterolofa con un parastilo aislado o semiunido al protocono, protolofo corto, metalofa libre unido al protocono o al posterolofa y esta última que en general no alcanza a cerrar la cara posterior del diente.

P⁴ — Es rectangular, de cúspides y crestas masivas, a excepción del posterolofa que como en D⁴ es incompleta. Se observa un parastilo grueso, las cuatro cúspides principales, metacónulo y tres crestas transversales bien formadas. El metalofa ocupa una posición muy posterior fundiéndose o continuándose con el posterolofa en una sola cresta.

Morfocaracteres M_1	5	6	7
			
Yacimientos			N
<i>A. getulus</i>	20		20
Villafeliche 4A	1		1
Vargas 1A	5	2	7
San Roque 2	1		1
San Roque 1	2		2
Olmo Redondo 1	2		2

Fig. 41. Morfocaracteres de M_1 de *Atlantoxerus*.

M^1 y M^2 — Ambos molares difieren por la forma de la superficie oclusal, el desarrollo del posterolof y la posición del metalof. M^1 es rectangular, el posterolof es corto y de poca altura; no llegando a cerrar el borde posterior del molar y el metalof es paralelo o ligeramente diagonal con respecto al protof. M^2 es de subcuadrado a subtriangular, el posterolof es completo y alto y el metalof es diagonal con respecto al protof. Ambos molares se caracterizan por poseer las cuatro cúspides principales bien desarrolladas; cuatro crestas transversales; dos cónulos: anterocónulo y metacónulo; y un grueso parastilo. El metalof está reducido y es libre. El anterolof suele estar separado del protocono por un surco somero y estrecho. En todos los ejemplares se observa un mesostilo reducido que se une al paracono por una cresta mesostilaria; en algunos ejemplares sólo se observa esta cresta.

M^3 — Es triangular a subredondeado. Se observan tres cúspides principales bien desarrolladas: paracono, metacono y protocono; el hipocono es inexistente a subdesarrollado. Hay tres crestas transversales: anterolof sin cónulos ni parastilo; protof y un largo posterolof que bordea todo el borde posterior del molar, cerrándolo al unirse con el metacono. En el valle central se observa un metacónulo en general aislado y un mesostilo alargado que puede estar unido con el metacónulo.

D_4 — Es alargado, con la parte anterior más estrecha que la posterior. Las cúspides y crestas son finas. Se observan cuatro cúspides principales: metacónido, protocónido, entocónido e hipocónido. En general se desarrolla una sola cresta transversal, el posterolofido. En la parte anterior el metacónido y el protocónido están unidos por una fina conexión transversal. En dos ejemplares se observa un entolofido semidesarrollado. El sínido es profundo y se une con el valle central puesto que el ectolofido está en general cortado. Como una observación complementaria, las cúspides y crestas longitudinales se encuentran fuertemente inclinadas hacia la parte anterior.

P_4 — Es trapezoidal, con la parte posterior más ancha que la anterior. Posee cuatro cúspides principales: metacónido, protocónido, entocónido e hipocónido. Se desarrollan dos crestas transversales: entolofido y posterolofido. El metacónido y protocónido se encuentran separados por un surco estrecho, más o menos profundo. El sínido es estrecho y de poca amplitud. El ectolofido en general se encuentra interrumpido.

M_1 y M_2 — Ambos molares se diferencian entre sí por ser el M_1 más estrecho y pequeño, la parte anterior notablemente más estrecha que la posterior y M_2 es más ancho presentando ambas caras la misma amplitud. Por ello el M_1 ofrece un aspecto trapezoidal y el M_2 rectangular. En M_1 y M_2 se observan las cuatro cúspides principales bien

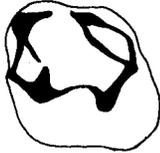
Morfocaracteres M_2				
	5	6	7	
				
Yacimientos				N
<i>A. getulus</i>	20			20
Villafeliche 4A	1	1		2
Vargas 1A	3	3		6
Córcoles	1			1
San Roque 2	1	2		3
San Roque 1	1	2	2	5
Olmo Redondo 3		1		1
Olmo Redondo 2			1	1

Fig. 42. Morfocaracteres de M_2 de *Atlantoxerus*.

desarrolladas así como dos cónulos, el anteroconúlido y el hipoconúlido. Hay tres crestas transversales: anterolófidio, entolófidio y posterolófidio. En algunos ejemplares se observa un incipiente metalófidio. El sénido es somero y en el fondo de este valle es frecuente observar una pequeña ornamentación en su extremo labial. Las crestas transversales se encuentran fuertemente inclinadas hacia la parte anterior.

M_3 — Es de gran longitud con respecto a su anchura y a M_1 y M_2 . Se observan los cuatro cúspides principales pero en general el entocónido es más pequeño y se llega a confundir en el posterolófidio. Los cónulos son inexistentes. De las crestas transversales el anterolófidio es como los dos primeros molares; el entolófidio está reducido y el posterolófidio forma una pared continua que bordea la parte posterior del molar desde el hipocónido hasta la base del metacónido. En la mayor parte de los ejemplares se observa un metalófidio incipiente, más desarrollado en general que en M_1 y M_2 . El sénido queda semicerrado por su cara labial debido a la proyección de la base del hipocónido hacia la parte anterior. En algunos ejemplares se puede observar que esta proyección es equivalente a la ornamentación de M_1 y M_2 que en M_3 se ha fusionado con el hipocónido. Las crestas transversales se encuentran, como en M_1 y M_2 , muy inclinadas hacia la parte anterior.

Morfocaracteres M_3				
	5	6	7	
				
Yacimientos				N
<i>A. getulus</i>	19			19
Villafeliche 4A	1			1
Vargas 1A	1	2		3
San Roque 2	1			1
San Roque 1	1			1

Fig. 43. Morfocaracteres de M_3 de *Atlantoxerus*.

Atlantoxerus idubedensis sp. nov.

Lám. 4; 5; 6, fig. A-B.

1981 *Atlantoxerus* sp. – Daams & Freudenthal, p. 4, fig. 1.*Holotipo* — M₂ dext., RGM 300 195 de Vargas 1A, Lám. 5, fig. I.*Paratipos* — Las piezas dentarias del yacimiento de Vargas 1A sigladas con los siguientes números: VR1A 3 - 17, VR1A 19 - 39; RGM 300 176, 300 183-184, 300 186, 300 187, 300 190, 300 192-194, 300 197, 300 201, 300 205-207, 300 210, 300 212, 300 214, 300 215, 300 218-223, 300 227, 300 232-235, 300 238.*Localidad tipo* — Vargas 1A (Zaragoza, España).*Nominación* — Del latín Idubeda, nombre toponímico del valle del Jiloca en el área de Villafeliche.*Diagnosis original* — *Atlantoxerus* de pequeño tamaño en el que M₁, M₂ y M₃ pueden presentar un cíngulo anterior de reducido a inexistente, estando más desarrollado en M₃ que en los dos molares anteriores.*Diagnosis diferencial* — *Atlantoxerus* ligeramente menor que *A. blacki*, cuya morfología de la superficie oclusal presenta grandes similitudes con las especies más primitivas del género *Heteroxerus*: *H. lavocati* y *H. paulhiacensis*. Los molares superiores tienen el metalofo libre. Los molares inferiores presentan el cíngulo anterior característico de algunas especies de *Heteroxerus*, pero completamente reducido.*Distribución temporal y geográfica* — Véase el cuadro de distribución temporal de las especies de *Atlantoxerus* en la fosa de Calatayud-Montalbán (Fig. 46) y en el Mioceno europeo (Fig. 45).*Material y medidas*

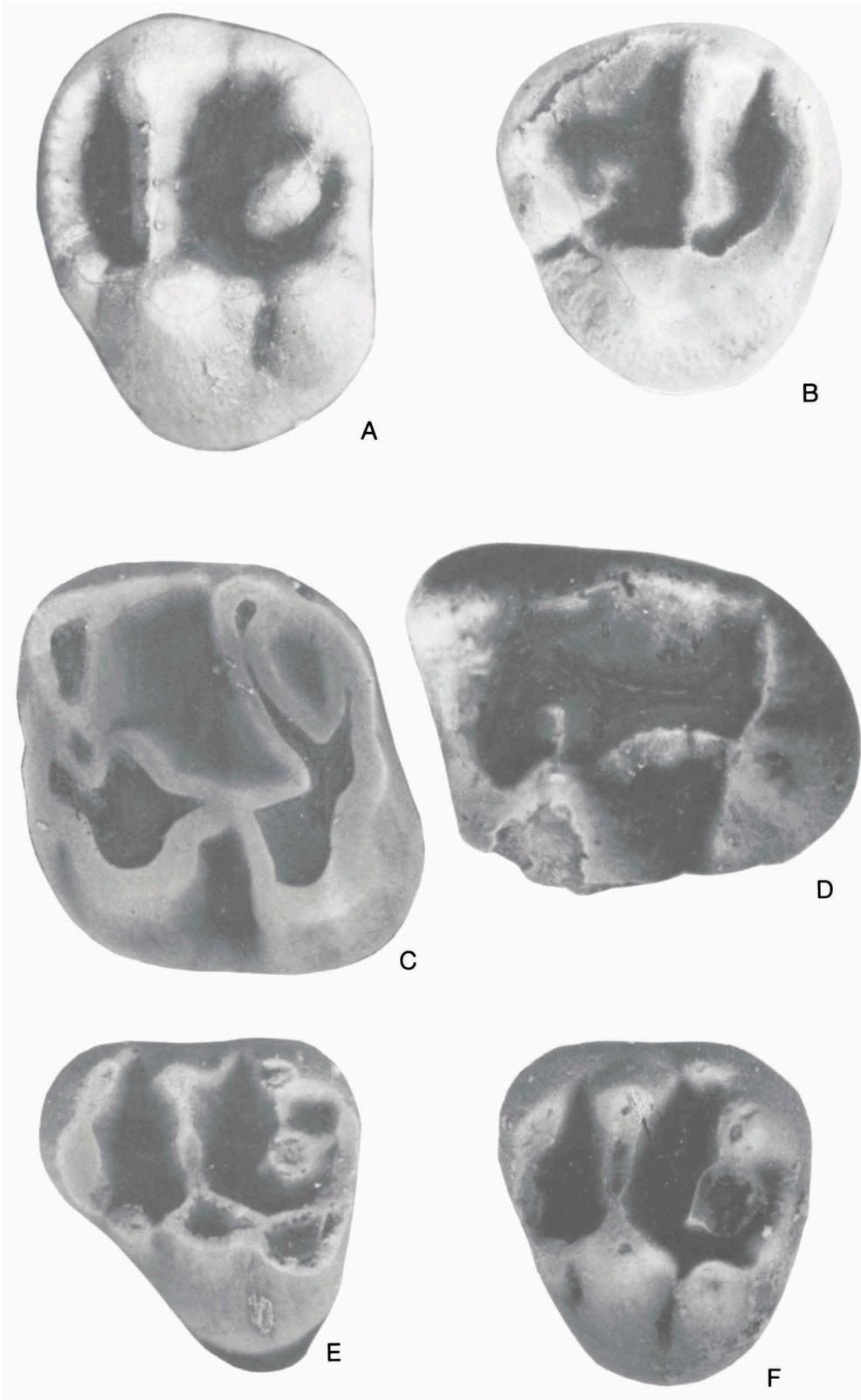
	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Olmo Redondo 1								
M ²	2	1.94	—	2.00	2	2.51	—	2.52
M ₁	2	2.03	—	2.11	2	2.00	—	2.10
Olmo Redondo 2								
D ⁴	1	—	1.86	—	1	—	1.80	—
P ⁴	1	—	1.93	—	1	—	2.00	—
M ²	1	—	2.00	—	1	—	2.70	—
M ₂	1	—	2.14	—	1	—	2.31	—

Lámina 4

Atlantoxerus idubedensis sp. nov.A. M² sin. de Olmo Redondo 3, OR3 5.B. M³ dext. de San Roque 2, SR2 23.C. M₂ sin. de Olmo Redondo 2, OR2 18.D. M₃ sin. de San Roque 2, SR2 61.E. D⁴ sin. de Olmo Redondo 2, OR 2 7.F. P⁴ sin. de Olmo Redondo 2, OR2 10.

Aprox. × 28.

Lámina 4



Olmo Redondo 3								
M ¹	1	—	2.00	—	1	—	2.70	—
M ²	2	1.86	—	1.86	2	2.40	—	2.45
M ₂	1	—	2.06	—	1	—	2.17	—
San Roque 1								
D ⁴	4	1.71	1.79	1.89	3	1.86	1.93	2.03
P ⁴	2	1.80	—	1.90	2	2.10	—	2.14
M ¹	1	—	1.99	—	1	—	2.60	—
M ²	1	—	2.10	—	1	—	2.50	—
M ³	1	—	2.00	—	1	—	2.23	—
D ₄	2	1.77	—	1.80	2	1.47	—	1.50
P ₄	2	1.69	—	1.83	2	1.70	—	1.88
M ₁	2	2.00	—	2.10	2	1.90	—	2.00
M ₂	4	2.00	2.21	2.35	4	2.20	2.28	2.40
M ₃	1	—	2.29	—	1	—	2.13	—
San Roque 2								
D ⁴	2	1.77	—	1.80	2	1.80	—	1.86
P ⁴	1	—	1.50	—	1	—	1.90	—
M ¹	1	—	2.00	—	1	—	2.60	—
M ²	1	—	2.09	—	1	—	2.60	—
M ³	3	1.93	2.03	2.11	3	2.09	2.13	2.20
M ₁	1	—	1.98	—	1	—	2.00	—
M ₂	1	—	2.17	—	1	—	2.26	—
M ₃	1	—	2.63	—	1	—	2.03	—
Villafeliche 2A								
D ⁴	1	—	1.83	—	1	—	1.80	—
Córcoles								
M ₂	1	—	2.11	—	1	—	1.99	—
Vargas 1A								
D ⁴	7	1.83	1.95	2.06	7	1.71	1.89	2.03
P ⁴	1	—	1.78	—	1	—	2.03	—
M ¹	7	1.91	2.00	2.11	7	2.37	2.54	2.71
M ²	9	1.86	2.00	2.14	9	2.23	2.58	2.74
M ³	5	2.09	2.13	2.20	5	2.31	2.35	2.37
D ₄	6	1.69	1.80	1.94	6	1.40	1.48	1.54
P ₄	4	1.80	1.89	2.03	3	2.31	2.33	2.40
M ₁	8	2.00	2.14	2.26	8	2.03	2.17	2.31
M ₂	5	2.14	2.21	2.23	4	2.23	2.33	2.51
M ₃	6	1.86	2.21	2.43	4	2.31	2.33	2.40
Olmo Redondo 5								
M ₁	1	—	2.26	—	0	—	—	—

Lámina 5

Atlantoxerus idubedensis sp. nov. de Vargas 1A

A. M¹ dext., RGM 300 218.

B. M² dext., RGM 300 220.

C. P⁴ sin., RGM 300 210.

D. D⁴ sin., VR1A 3.

E. M³ sin., VR1A 16.

F. D₄ sin., VR1A 19.

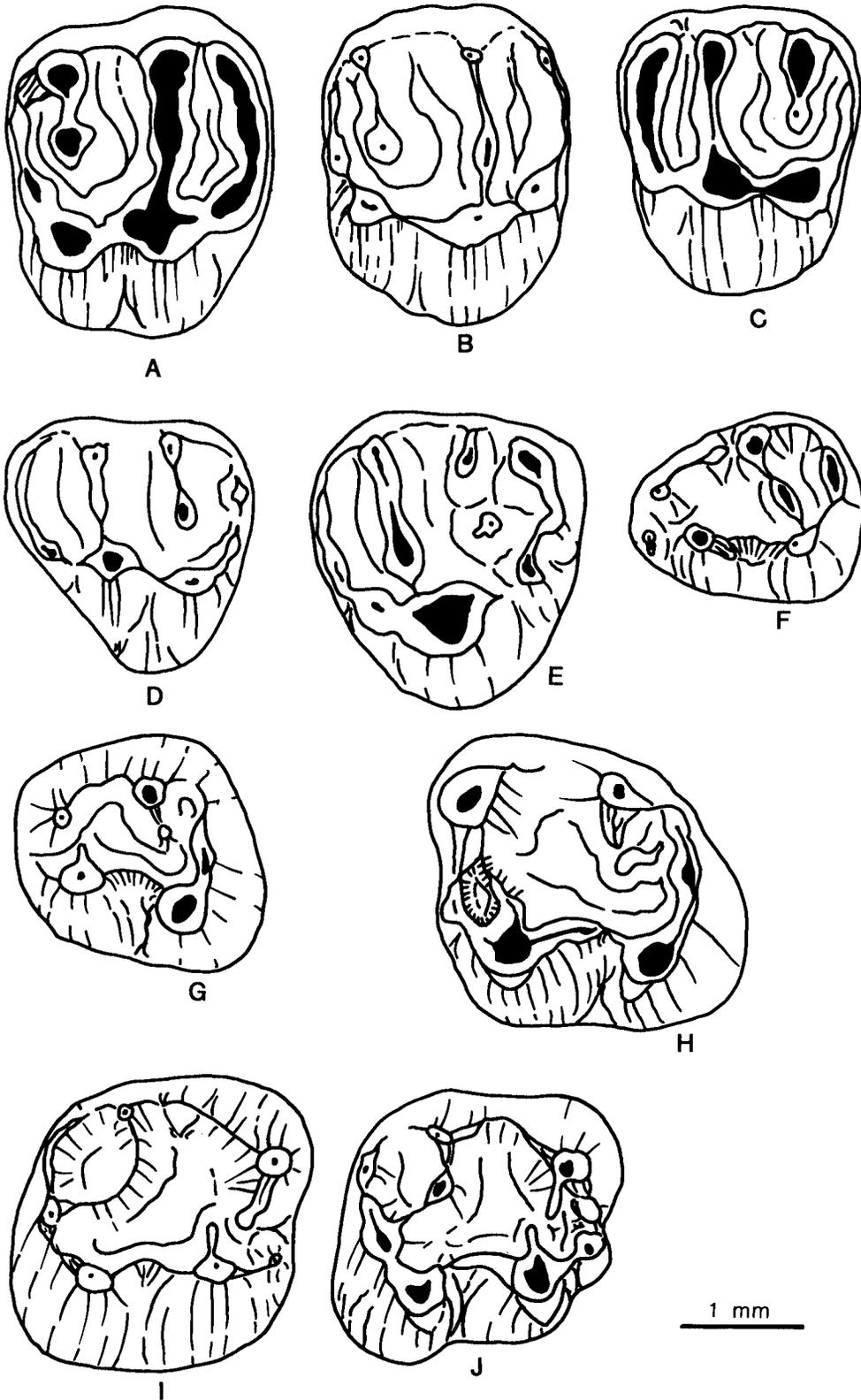
G. P₄ sin., VR1A 24.

H. M₃ sin., VR1A 35.

I. M₂ dext., holotipo, RGM 300 195.

J. M₁ dext., VR1A 31.

Lámina 5



Descripción de la superficie oclusal

D⁴ — Es triangular. Se observan cuatro cúspides principales, masivas y redondeadas: protocono, paracono, metacono e hipocono. El hipocono ocupa una posición muy labial como en el P⁴. De los cónulos están desarrollados el anterocónulo, protocónulo y metacónulo, en algunos se observa un hipocónulo reducido y semieclipsado en el posterolofa. Las crestas son gruesas: anterolofa, protolofa, metalofa y posterolofa. El anterolofa lleva por lo general un grueso parastilo que puede estar desdoblado en dos. El protolofa es largo. El metalofa es corto y está en general unido al posterolofa.

P⁴ — Es de forma subtriangular. Se observan las cuatro cúspides principales. El metacono está en general menos desarrollado que las cúspides anteriores. El hipocono es de menor tamaño que el protocono. Se observan los cuatro cónulos: anterocónulo, protocónulo, metacónulo e hipocónulo. El metacónulo es el más pequeño. En la mayoría de los ejemplares falta el anterocónulo y en otros está muy desarrollado y subdividido en dos. Hay cuatro crestas transversales cortas y robustas: anterolofa, protolofa, metalofa y posterolofa, el anterolofa está muy reducido y en general se curva hacia atrás; por ello la cara anterior de P⁴ es ligeramente cóncava. En algunos ejemplares se observa un grueso parastilo adosado al paracono. El protolofa se ahíla hacia el protocono. El metalofa está fundido, unido al posterolofa o es libre. En algunos ejemplares se observa un pequeño mesostilo.

M¹ y M² — Son de forma ligeramente arriñonada. La parte anterior es más ancha que la posterior y esta última es ligeramente cóncava. Se observan cuatro cúspides principales, robustas y redondeadas. Hay tres cónulos bien desarrollados: anterocónulo, metacónulo e hipocónulo. El anterocónulo se presenta aislado y es fuerte y redondeado. El metacónulo es de menor altura que el metacono. El hipocónulo está proyectado hacia la parte posterior, especialmente en el M². De las crestas transversales sólo están completas el protolofa y el posterolofa. El anterolofa es prácticamente inexistente y el metalofa es incompleto, corto y libre en general. En la mayor parte de los ejemplares las crestas son gruesas, pero el protolofa se ahíla hacia el protocono. En algunos ejemplares se observa mesostilo. Los valles son amplios y profundos.

M³ — Es triangular o subredondeado. De las cuatro cúspides principales el protocono y el paracono son las más altas y las mejor desarrolladas. El hipocono y el metacono están poco desarrollados. El hipocono ocupa una posición posterior y labial con respecto al protocono. El metacono queda eclipsado en el posterolofa. De los cónulos se pueden observar un gran anterocónulo y en general un hipocónulo más pequeño. Puede desarrollarse un pequeño protocónulo. El metacónulo está bien desarrollado o es pequeño y reducido. En general se encuentra unido al hipocónulo. De las crestas transversales se distinguen el anterolofa reducido, el protolofa y el posterolofa que se constituye en muralla continua bordeando todo el borde posterior del molar. En la mayor parte de los ejemplares se observa un mesostilo alargado, que se asemeja a una cresta accesoria transversal situada entre paracono y metacono.

Lámina 6

Atlantoxerus idubedensis sp. nov.

A. M² sin. de Olmo Redondo 2, OR2 12.

B. M² dext. de San Roque 2, SR2 19.

Aprox. × 28.

Aragoxerus ignis (Cuenca, 1986) de Ramblar 7

C. M^{1,2} dext., RA7 5.

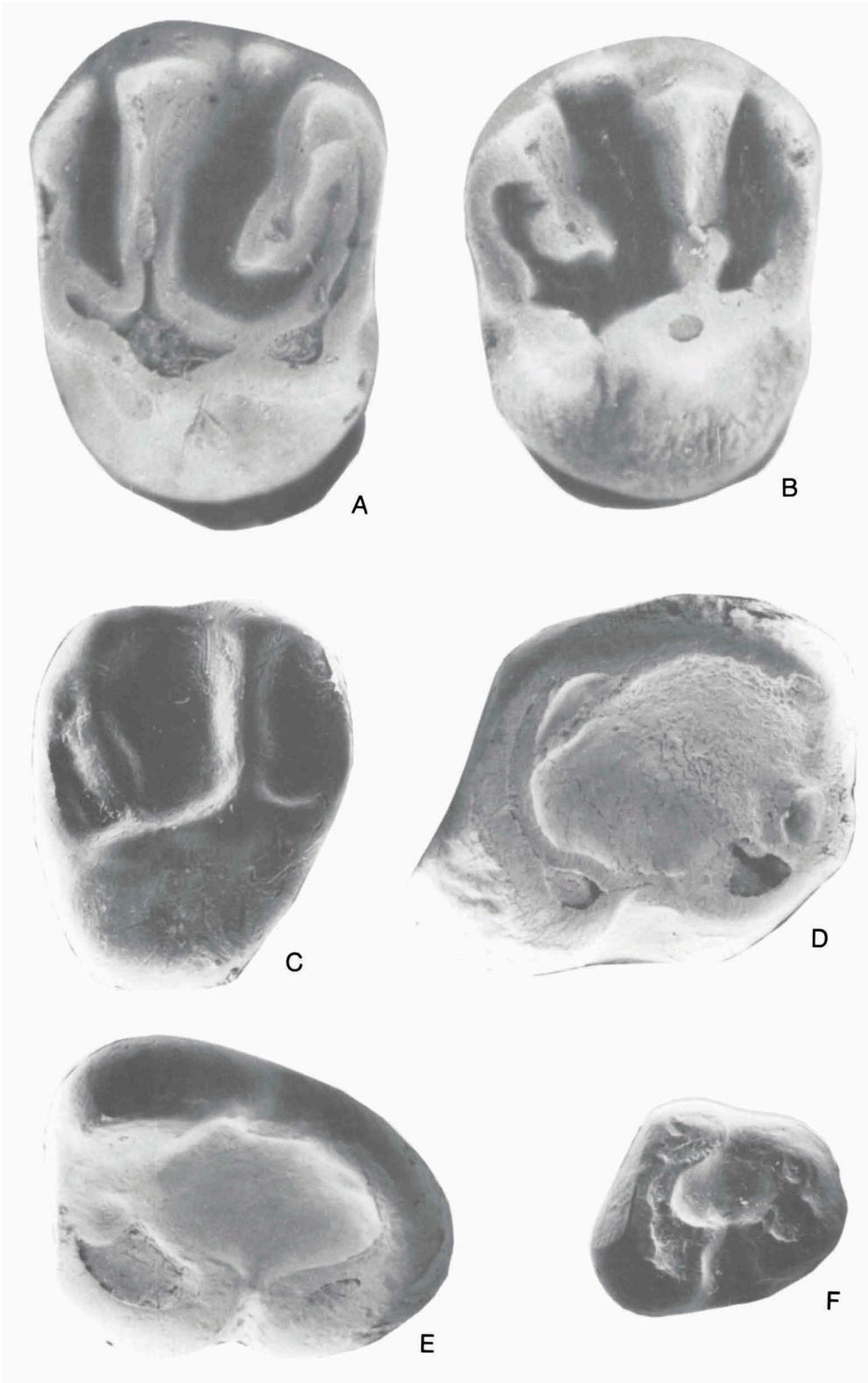
D. M_{1,2} dext., RA7 71.

E. M₃ sin., RA7 88.

F. P₄ dext., RA7 50.

Aprox. × 50.

Lámina 6



D₄ — Es alargado, con la parte anterior estrecha, adquiriendo un aspecto cuneiforme. Se observan las cuatro cúspides principales de igual altura: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. Hay tres cónulos: anteroconúlido, entoconúlido (raro) e hipoconúlido. Los dos cónulos que se desarrollan normalmente alcanzan las mismas dimensiones que las cúspides principales. Las crestas transversales están completas. No se observa cíngulo anterior. El sénido es ancho, somero y transverso. En algunos ejemplares se observa mesostílido.

P₄ — Es de forma trapezoidal a cuneiforme y más corto que el D₄ pero en general de mayor anchura que el diente decíduo, coincidiendo con ser más ancho por su parte posterior. Se observan las cuatro cúspides principales de las cuales el entocónido es la cúspide de menor altura. La base del hipocónido está proyectada hacia la parte posterior. De los cónulos solo se distinguen anteroconúlido e hipoconúlido. De las crestas transversales solo están desarrolladas el entolófido y el posterolófido. No se observa cíngulo anterior. El sénido es somero pero relativamente más profundo que en D₄ y ligeramente diagonal.

M₁ y M₂ — Son rectangulares o romboidales, de contornos redondeados. M₂ tiene la parte anterior más ancha que M₁. Las cúspides principales son redondeadas y altas. Las cuatro están bien desarrolladas pero en general el entocónido de M₁ está más desarrollado que el de M₂. De los cónulos se distinguen el anteroconúlido y el hipoconúlido que están proyectados hacia el exterior. En algunos ejemplares el anteroconúlido está adosado a las cúspides anteriores. Las crestas transversales completas son entolófido y posterolófido. El cíngulo anterior varía de inexistente a muy reducido. El sénido es somero y transverso.

M₃ — Es corto, con la parte posterior redondeada, más estrecha que la anterior y reducida. La parte anterior es recta. Se pueden apreciar las cuatro cúspides principales pero el entocónido se difumina en el posterolófido. De los cónulos se distinguen el anteroconúlido y el hipoconúlido, el primero está en general aislado y reducido. De las crestas transversales tan solo falta el entolófido aunque el metalófido es incompleto y se dirige hacia la parte posterior. En algunos ejemplares se observan mesostílido y mesocónido. El cíngulo anterior es raro y cuando se presenta está reducido. El sénido es amplio, somero y puede ser diagonal o transverso.

Discusión — *Atlantoxerus idubedensis* se asemeja en tamaño a algunas especies de *Heteroxerus* y *Atlantoxerus*. Se diferencia morfológicamente de todas ellas, por la presencia de un reducido cíngulo anterior en algunos molares inferiores. Es también una característica interesante de *Atlantoxerus idubedensis*, la reducción del posterofofo en M³, ya que se limita a cortas uniones entre hipocono, hipocónulo y metacono. En un molar inferior de *A. blacki* se ha observado una especie de protuberancia en la parte anterior del protocónido que podría ser el primitivo cíngulo anterior de la línea *Atlantoxerus*, residual.

En las Fig. 31-37 se puede apreciar la enorme diferencia de tamaño y forma de la superficie oclusal entre *Atlantoxerus idubedensis*, *H. grivensis* y *H. rubricati*. En las Fig. 38-43 se puede apreciar la variabilidad morfológica de las especies de *Atlantoxerus* de la fosa de Calatayud-Montalbán, en comparación con la especie actual *A. getulus*.

Atlantoxerus blacki (de Bruijn, 1967)1967 *Getuloxerus blacki* – de Bruijn, p. 337, lám. 8, fig. 3, lám. 10, fig. 1-6.

Diagnosis enmendada — *Atlantoxerus* de tamaño ligeramente mayor que el de *A. idubedensis*, similar al de *A. adroveri* y de menor tamaño que *A. tadlae*. La dentición se caracteriza por las cúspides gruesas y las crestas largas; un D⁴ bien desarrollado; con un gran parastilo proyectado hacia la parte anterior. M¹ y M² tienen protocónulo más o menos desarrollado, gruesos anteroconúlulo e hipocónulo y el metalofo libre. Esta cresta es libre también en P⁴ pero en D⁴ puede unirse al posteroloflo. En la mayoría de M¹ y M² se observa mesostilo. M³ tiene el metalofo más o menos desarrollado y metacónulo. En los molares inferiores el anteroconúlido está reducido o ausente en P₄ y M₃; pero alcanza todo su desarrollo en M₁ y M₂. El entolofido es completo en P₄, M₁ y M₂ y puede llevar un pequeño entoconúlido. En M₃ el entolofido está menos desarrollado y no se observa entoconúlido. El metalofido es inexistente en P₄, completo a incompleto en M₁, M₂ y M₃. En algunos ejemplares se puede observar un reducido cíngulo anterior. El sérido es en general somero y transverso, diagonalizándose en M₃.

Diagnosis diferencial — Véase de Bruijn, 1967, p. 337.

Distribución temporal — Se sintetiza en el gráfico de las Fig. 45 y 46.

Material y medidas

	Yacimientos	Longitud				Anchura			
		n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
D ⁴	Valdemoros 3B	1	—	2.30	—	1	—	2.14	—
	Valalto 2C	1	—	2.06	—	1	—	2.08	—
M ¹	Valalto 2C	1	—	2.30	—	1	—	2.65	—
M ²	Villafeliche 4A	1	—	2.40	—	1	—	2.93	—
	Valalto 2C	3	2.40	2.44	2.52	3	2.60	2.83	2.95
M ³	Valalto 2C	2	2.50	—	2.50	2	2.50	—	2.60
P ₄	Villafeliche 4A	2	2.11	—	2.23	2	—	2.20	—
M ₁	Villafeliche 4A	1	—	2.50	—	1	—	2.90	—
M ₂	Villafeliche 4A	1	—	2.65	—	1	—	2.90	—
M ₃	Villafeliche 4A	1	—	2.57	—	1	—	2.53	—

Descripción de la superficie oclusal

D⁴ — Es triangular, con la parte anterior redondeada y muy proyectada hacia delante. Se observan cuatro cúspides principales de base amplia y redondeada: protocono, paracono, metacono e hipocono. El hipocono ocupa una posición más lingual que el protocono. Hay cuatro conúlulos gruesos: anteroconúlulo, protocónulo, metacónulo e hipocónulo. El anteroconúlulo puede ser redondeado y bien individualizado o alargado y unido al parastilo. Los otros conúlulos son gruesos. El metacónulo es más o tan grande como el metacono. Las crestas transversales son cortas y gruesas. El anteroloflo es reducido o inexistente. El metalofo es largo y puede estar unido al posteroloflo. El posteroloflo es de poca altura. El parastilo es alargado y simple en la mayor parte de los ejemplares.

P₄ — Es rectangular, de corona alta y cúspides masivas y redondeadas. Se distinguen las cuatro cúspides principales: protocono, paracono, metacono e hipocono. Se observan un pequeño anteroconúlulo, un gran metacónulo y el hipocónulo grande y bien desarrollado. Las crestas son cortas y están completas a excepción del metalofo que

es corto y libre. Además del metalofo se observan el anterolofa, el protofofo y el posterolofa que es de la misma altura que el resto de las crestas. Se pueden ver también un reducido parastilo y cresta mesostilaria.

M¹ y M² — Son rectangulares con las crestas gruesas. Se observan cuatro cúspides principales bien desarrolladas: protocono, paracono, metacono e hipocono. Los cónulos son cuatro: anterocónulo, protocónulo, metacónulo e hipocónulo. El protocónulo suele estar reducido. Las crestas transversales a excepción del metalofo están todas completas. El metalofo es corto y libre. El posterolofa es de igual altura que las crestas anteriores. Se observan parastilo y mesostilo en la mayor parte de los ejemplares. El parastilo es más bajo y corto que el de D⁴.

M³ — Es redondeado a subtriangular. La parte posterior es estrecha y reducida. La parte anterior es similar a la del M¹ y M². Se distingue un grueso anterocónulo adosado al protocono, un largo protofofo con un grueso protocónulo, más desarrollado que el de M¹ y M². En la parte posterior se observan el metacónulo que puede estar aislado o unido al metacono por el metalofo y el hipocono e hipocónulo reducidos y alargados.

P₄ — Es corto y ancho, con la parte posterior más ancha que la anterior. Las cuatro cúspides principales son: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido. Las dos anteriores son altas y están adosadas. En algunos ejemplares se observa un anteroconúlido reducido que forma cíngulo anterior. De las crestas transversales sólo se distinguen el entolófido completo con entoconúlido y el posterolófido, bajo, que no llega a la superficie lingual del molar. El sérido es profundo y diagonal.

M₁ y M₂ — Son rectangulares, ligeramente romboidales, especialmente el M₁. Se observan las cuatro cúspides principales. De las crestas transversales el anterolófido está en general bien desarrollado, el metalófido puede ser incompleto o completo aunque de menor altura. El entolófido es completo así como el posterolófido que es de mayor altura. Se distinguen dos cónulos en general, el anteroconúlido y el hipoconúlido. El hipoconúlido es grande y puede formar un repliegue posterior. El anteroconúlido presenta un repliegue u ornamentación en la parte anterior del protocónido. El sérido es transversal, somero o ligeramente profundo.

M₃ — Se diferencia de M₁ y M₂ porque la parte posterior se acuña, disminuyendo de anchura. Por esto el entolófido es más corto que en M₁ y M₂ y el hipoconúlido se encuentra más reducido. Las cuatro cúspides principales están bien desarrolladas. De los cónulos sólo se distingue el hipoconúlido. Las crestas transversales están todas completas. El anterolófido es más largo que en M₁ y M₂. El metalófido es completo o incompleto pero dirigido hacia la parte posterior. El posterolófido es grueso y une el hipocónido con el entocónido formando una muralla continua. En algunos ejemplares se observa un cíngulo anterior residual. El sérido es profundo y diagonal.

Discusión

Atlantoxerus blacki de Valdemoros 3b, Villafeliche 4A y Valalto 2C es similar en tamaño a la especie *A. adroveri* de los Mansuetos y ligeramente más pequeño que *A. adroveri* de los yacimientos de la región de Teruel-Alfambra (van de Weerd, 1976). También es similar al *A. adroveri* de los Valles de Fuentidueña (Sesé Benito & López Martínez, 1981). *A. blacki* se diferencia de *A. tadlae* de Beni Mellal (Marruecos) por el tamaño, ligeramente menor de *A. blacki*. Se asemeja en morfología a *A. idubedensis* aunque el tamaño de esta última es ligeramente menor. Es la única especie de *Atlantoxerus* en la cual se ha observado un cíngulo anterior muy residual en un diente aislado (M₁ y M₂) como se puede apreciar en las tablas de morfocaracteres. El metalófido está generalmente completo en M₁ y M₂ de *A. blacki* y *A. tadlae*, mientras que en *A. adroveri* es incompleto.

En la dentición superior las diferencias son menos notables. De Bruijn & Mein (1968) dan una tabla de las características específicas de cada especie de *Atlantoxerus*; pero los caracteres propuestos por ambos autores son muy variables dentro de cada especie, especialmente el desarrollo del protocónulo y metacónulo. El mesostilo sí puede ser un carácter distintivo pues se observa en *A. blacki*, *A. tadlae*, y *A. getulus* pero no se aprecia en *A. adroveri*.

Aragoxerus gen. nov.

Especie tipo — *Heteroxerus ignis* (Cuenca, 1986).

Nominación — Relativo a Aragón.

Diagnosis — Xerini de pequeño tamaño cuyos molares son braquiodontos, semielípticos, con amplios valles y crestas finas y rectilíneas. La morfología de la superficie oclusal es simple, las cúspides son redondeadas y finas. En M^1 y M^2 el metalofo es semicompleto, apenas separado del protocono por un surco estrecho. El metacónulo es inexistente a reducido. El hipocono está bien diferenciado. En M_1 y M_2 el entolofido aunque fino es semiincompleto. No se distingue cíngulo anterior en la cara anterior del protocónido. El sínido es somero y perpendicular a la cara labial.

Diagnosis diferencial — *Aragoxerus* se diferencia de los demás géneros de Xerini por su reducido tamaño y la suavidad de las cúspides y crestas de la superficie oclusal de los molares, así como la sencillez de la misma en cuanto a la falta de cúspides y crestas accesorias. El metacónulo es inexistente o reducido en *Aragoxerus* mientras que en *Heteroxerus* y *Atlantoxerus* es grueso y bien desarrollado. Se diferencia también de *Heteroxerus* por la falta de cíngulo anterior en los molares inferiores y de *Atlantoxerus* por la ausencia de ornamentaciones en el sínido de los molares inferiores. Del resto de los géneros de Sciuridae se distingue por su braquiodoncia, entolofido reducido, metalofo semilibre e hipocono bien diferenciado.

Distribución temporal y geográfica — Este género ha sido descrito en la Cuenca de Calatayud-Teruel, en los yacimientos de Ramblar 7, Ramblar 3B y la Dehesa, todos de edad Ramblíense.

Aragoxerus ignis (Cuenca, 1986)

Lám. 6, fig. C-F.

1986 *Heteroxerus ignis* n. sp. – Cuenca, p. 132, lám. 1, fig. 1-6.

La diagnosis y distribución de la especie *Aragoxerus ignis* son las mismas que para el género.

Material y medidas

Ramblar 3B

Un M_1 o M_2 en mal estado de conservación.

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
Ramblar 7								
D ⁴	0	—	—	—	1	—	0.97	—
P ⁴	2	0.61	—	0.77	2	1.26	—	1.29
M ¹	1	—	0.88	—	1	—	1.34	—
M ²	2	0.83	—	1.14	2	1.57	—	1.60
P ₄	1	—	0.60	—	1	—	0.86	—
M ₁	3	1.11	1.14	1.17	3	1.14	1.16	1.20
M ₂	2	1.23	—	1.28	2	1.23	—	1.23
M ₃	2	1.37	—	1.46	2	1.17	—	1.23

La Dehesa

Se conservan solamente dos M₁ o M₂ en mal estado de conservación:

M₁ o M₂ 1.30 × 1.30; - × 1.23.

Descripción de la superficie oclusal

D⁴ — Es redondeado subtriangular. Distinguimos dos cúspides principales: protocono y paracono; y dos crestas: protolofo y posterolofo. El resto de los elementos de la superficie oclusal están tan reducidos que no son observables a excepción del anterolofo que, aunque corto y bajo, puede verse sobresaliendo por el borde anterolabial del diente.

P⁴ — Es trapezoidal, ancho y de bordes redondeados. Se distinguen un gran protocono que ocupa la posición central, un gran paracono y, más reducidos, el metacono y el metacónulo. Sólo se observan tres crestas transversales: anterolofo, protolofo y metalofo, esta última casi completa, con una proyección baja que llega hasta el protocono.

M¹ y M² — Son subcuadrados, aunque dada la mayor anchura de M², este último es más rectangular. Se observan las cuatro cúspides principales finas y casi indistinguibles de las crestas, sólo dos conúlos, el anteroconúlo y el metacónulo y las cuatro crestas transversales completas, largas y delgadas. El metalofo es completo aunque presenta una constricción notable entre el metacónulo y el protocono, que incluso llega a interrumpir completamente la cresta.

P₄ — Es trapezoidal alargado. En la superficie oclusal se observan las cuatro cúspides principales: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido y dos crestas: metalófido, corto y grueso y el largo posterolófido. El sénido es somero y transverso. No se observa cingulo anterior.

M₁ y M₂ — Son rectangulares con la morfología de la superficie oclusal muy simple, sólo las cuatro cúspides principales de las cuales el entocónido es apenas visible y con conúlo: el anteroconúlo. Las cuatro crestas transversales, a excepción del posterolófido, son todas incompletas. El entolófido ocupa una posición marginal. El sénido es somero y no se observa cingulo anterior.

M₃ — Es similar a M₁ y M₂. Se diferencia porque la parte posterior es más estrecha que la anterior, la desaparición del entolófido y la presencia del metalófido completo.

Discusión — *Aragoxerus ignis* es una pequeña especie cuyos caracteres morfológicos nos permiten incluirla dentro de la tribu Xerini.

Aragoxerus ignis tiene gran similitud con *Heteroxerus paulhiacensis*. Se diferencia de *H. paulhiacensis* de Coderet (Huguency, 1969) y de Paulhiac (Black, 1965) porque le falta el cingulo anterior, que presentan estas poblaciones. Black señala que *H. paulhia-*

ensis de Paulhiac no presenta '... rama bucal del cíngulo anterior en los molares inferiores ...', pero en las figuras se observa un cíngulo anterior incipiente o residual.

Heteroxerus paulhiacensis de Autol 1 descrito por Cuenca Bescós (1985), no presenta cíngulo anterior, pero es de mayor tamaño que *Aragoxerus ignis*.

En el Cuadro 1 se resumen las analogías y diferencias existentes entre los géneros *Heteroxerus*, *Atlantoxerus* y *Aragoxerus*.

Cuadro 1. Analogías y diferencias entre los géneros *Heteroxerus*, *Atlantoxerus* y *Aragoxerus*.

		<i>Aragoxerus</i>	<i>Heteroxerus</i>	<i>Atlantoxerus</i>
M ^{1,2}	metalofo	semilibre	libre	libre
	metacónulo	reducido a nulo	grueso	grueso
	cúspides accesorias	sin	con	con
	mesostilo	sin	con	con
	perimetro	subtriangular	rectangular	rectangular
M _{1,2}	cíngulo anterior	sin	con	sin
	entolófidio	reducido	desarrollado	desarrollado
	cúspides accesorias	sin	raro	con
	mesostilido	sin	raro	raro
	mesocónido	sin	raro	raro
	ornamentación sénido	sin	sin	con
	perimetro	elipsoidal	romboidal	romboidal
Tamaño	muy pequeño	mediano	grande	

TRIBU TAMIINI BLACK, 1963

Spermophilinus de Bruijn & Mein, 1968

Especie tipo — *Sciurus bredai* von Meyer, 1848.

Diagnosis enmendada — Basándonos exclusivamente en los caracteres de la dentición se observa que en M^{1,2} el anterolofio se puede encontrar unido, aislado o semiaislado del protocono. El hipocono falta en D⁴, P⁴ y M³, en M¹ y M² el entolofio se engrosa en el lugar de hipocono pero este engrosamiento no llega a individualizarse como cúspide. El metacónulo está reducido a inexistente y no se observa hipocónulo. El protocono es alargado, en forma de media luna, el paracono y el metacono son altos y triangulares. El posterolofio está reducido en D⁴, P⁴, M¹ y M², en M³ no llega a formarse. Los molares inferiores se caracterizan por el amplio valle central liso y profundo rodeado por murallas. El anterolófidio puede estar unido al protocónido o separado de éste por un profundo surco. El metacónido alto y con la punta engrosada, constituye la única elevación de la cara lingual pues el mesostilido y entocónido son reducidos o inexistentes. En la cara labial protocónido, mesocónido e hipocónido alcanzan un gran desarrollo.

Diagnosis diferencial — *Spermophilinus* se diferencia de otros Sciuridae por su sencilla dentición inferior: una gran cuenca rodeada por murallas bajas en las que destaca el alto metacónido rematado por una punta algo redondeada incluso cuando el molar está gastado. En los molares superiores la característica más destacada es la forma rectangular de los molares, más parecidos a los de Xerini y en contraste con los Sciurini que generalmente tienen los molares superiores triangulares.

Distribución temporal y geográfica — El género *Spermophilinus* es un género europeo conocido desde el Aragonense (Mioceno medio) hasta el Turolense (Mioceno superior).

Especies atribuidas al género

Spermophilinus bredai (von Meyer, 1848)

Spermophilinus turolensis de Bruijn & Mein, 1968

Spermophilinus giganteus de Bruijn, Dawson & Mein, 1970

Spermophilinus besana sp. nov.

Observaciones — *Spermophilinus besana* comprende formas clasificadas como confer o affinis a la especie *Spermophilinus bredai*, así como formas clasificadas dentro de la especie *Spermophilinus bredai*.

Spermophilinus besana sp. nov.

Lám. 1, fig. E-G.

1958 *Sciurus* aff. *bredai* — Mein, p. 63, fig. 85-86.

1968 *Spermophilinus* cf. *bredai* — de Bruijn & Mein, p. 85.

1981 *Spermophilinus* aff. *bredai* — Engesser et al., p. 931, fig. 21A.

Holotipo — M₂ sin., RGM 300 245 de Vargas 1A, Lám. 1, fig. F.

Paratipos — Las piezas dentarias del yacimiento de Vargas 1A sigladas con los números — VR1A 57, 58, 60, 61; RGM 300 182, 300 242-244, 300 245, 300 248.

Localidad tipo — Vargas 1A, Zaragoza.

Nominación — Del Castellano besana, que quiere decir surco hecho en la tierra, por el surco que separa la cresta anterior del protocónido en los molares inferiores.

Diagnosis — *Spermophilinus besana* es la especie más pequeña del género. La dentición superior se caracteriza por sus molares rectangulares con el anterolofa en general aislado del protocono por un surco somero y metalofa fino sin metacónulo. Los molares de la dentición inferior son también rectangulares pero con el ángulo posterolingual redondeado. El anterolofido está separado del protocónido por un surco profundo. El entocónido es prácticamente inexistente, se difumina en el posterolofido. El metalofido es también residual. El sénido está bien desarrollado.

Distribución temporal y geográfica — Esta especie se encuentra en el Mioceno inferior europeo.

Material y medidas

	Yacimientos	Longitud				Anchura			
		n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
D ⁴	Vargas 1A	2	1.40	—	1.40	2	1.46	—	1.46
M ^{1,2}	Vargas 1A	2	1.40	—	1.43	1	—	1.80	—
	Olmo Redondo 5	1	—	1.46	—	1	—	1.74	—
D ₄	Vargas 1A	1	—	1.34	—	1	—	1.20	—
M _{1,2}	Vargas 1A	2	1.49	—	1.57	2	1.63	—	1.71
M ₃	Vargas 1A	2	1.89	—	1.94	2	1.69	—	1.91
	Olmo Redondo 5	2	1.94	—	1.94	2	1.71	—	1.83

En Villafeliche 2A, Olmo Redondo 8 y 9 también se han identificado restos de *S. besana*, pero dado su mal estado de conservación no se han podido medir.

Descripción de la superficie oclusal

D⁴ — Es triangular, con el grueso parastilo proyectado hacia la parte anterior. Se observan tres cúspides principales: protocono, paracono y metacono. El único cónulo que se distingue es el metacónulo, que se encuentra bastante reducido. Las crestas transversales son: anterolofos y posterolofos reducidos, de poca altura. Metalofos completos y finos, que se dirige diagonalmente hacia la parte anterior uniéndose al protocono. El protolofo es también completo, pero se curva hacia la parte anterior antes de llegar al protocono, uniéndose a la cara anterior del mismo.

M^{1,2} — En *Spermophilinus* en general, es difícil distinguir el M¹ del M². Son rectangulares o subcuadrados. Se distinguen tres cúspides principales como en D⁴, protocono, paracono y metacono. En algunos ejemplares, el endolofos se hace más grueso en el ángulo postero-lingual, sin llegar a formar una cúspide. No se distinguen cónulos. Las crestas transversales son: anterolofos, protolofos, metalofos y posterolofos, todas completas. El anterolofos y posterolofos son de poca altura, casi cingulares. El anterolofos está semiaislado, separado del protocono y metacono por surcos estrechos, siendo más somero el lingual que el labial. El protolofo es transversal o ligeramente curvado hacia la parte anterior. El metalofos es diagonal, completo, largo y se ahila ligeramente antes de unirse con el protocono. En algunos ejemplares se observa una cresta mesostilaria más o menos desarrollada.

M³ — No se ha encontrado ningún ejemplar de M³ de *Spermophilinus besana*.

D₄ — Es alargado, de forma triangular-cuneiforme. La parte posterior es más ancha que la anterior. Se distinguen tres cúspides principales bien desarrolladas: protocónido, metacónido e hipocónido. El entocónido es un mero engrosamiento lingual del posterolofido, apenas visible. Además puede observarse un anteroconúlido reducido que forma un pequeño repliegue vertical entre este cónulo y el protocónido. De las crestas transversales sólo se distingue el posterolofido, que cierra completamente el valle posterior, uniendo hipocónido y metacónido. El ectolofido es prácticamente inexistente y limita un sénido muy reducido.

M_{1,2} — Son molares romboidales en los que el ángulo postero-lingual es redondeado. Se observan tres cúspides principales y al igual que en D₄, el entocónido se reduce a un engrosamiento del posterolofido. Se distingue un grueso anteroconúlido unido al metacónido por el anterolofido pero separado del protocónido por un profundo surco (anterosinusido para algunos autores). También se observa mesocónido en todos los ejemplares, redondeado y aislado; el ectolofido está reducido a finas conexiones entre este tubérculo y las cúspides labiales. De las crestas transversales sólo están completas el anterolofido y el posterolofido. Se distingue además un metalofido residual. El valle central es liso y queda cerrado por el alto posterolofido que es continuo desde el hipocónido hasta la cara lingual. El sénido es amplio y bifurcado debido a la presencia del mesocónido.

M₃ — Es más largo que M₁ y M₂. Se diferencia de estos molares por la estrechez de la parte posterior, el anteroconúlido semiunido al protocónido y el hipocónido alargado, cerrando ligeramente el sénido.

Discusión — Se considera como *Spermophilinus besana* la forma identificada como *S. cf. bredai* de Vieux-Collonges (Mein, 1958), y la forma *S. aff. bredai* de Vermes I (Engesser et. al., 1981). Las comparaciones entre las especies *S. bredai* y *S. besana* serán discutidas al final de este apartado.

Spermophilinus bredai (von Meyer, 1848)

Lám. 2, fig. E.

- 1848 *Sciurus bredai* – von Meyer, p. 472.
 non 1958 *Sciurus* aff. *bredai* – Mein, p. 63, fig. 85-86.
 1967 *Sciurus bredai* – de Bruijn, p. 341, lám. 11, fig. 1-6.
 non 1968 *Spermophilinus* cf. *bredai* – de Bruijn & Mein, p. 85.
 1968 *Spermophilinus bredai* – de Bruijn & Mein, p. 85.

Material y medidas

	Yacimientos	Longitud				Anchura			
		n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
D ⁴	Manchones	1	—	1.57	—	1	—	1.66	—
	Las Planas 5K	1	—	1.58	—	1	—	1.66	—
P ⁴	Villafeliche 9	2	1.48	—	1.70	0	—	—	—
	Las Planas 5K	1	—	1.70	—	1	—	2.03	—
	Las Planas 5H	1	—	1.50	—	1	—	1.80	—
	Borjas	1	—	1.70	—	1	—	2.00	—
M ^{1,2}	Villafeliche 9	5	1.72	1.88	2.16	4	2.20	2.23	2.30
	Solera	1	—	1.68	—	1	—	2.04	—
	Las Planas 5K	1	—	1.80	—	1	—	2.18	—
	Borjas	1	—	1.75	—	2	2.15	—	2.30
M ³	Villafeliche 9	1	—	2.24	—	1	—	1.96	—
	Borjas	0	—	—	—	1	—	1.95	—
D ₄	Manchones(c.M.)	1	—	1.29	—	1	—	1.09	—
	Villafeliche 9	2	1.40	—	1.55	2	1.20	—	1.30
	Las Planas 5K	1	—	1.50	—	1	—	1.28	—
	Borjas	1	—	1.32	—	1	—	1.10	—
P ₄	Manchones(c.M.)	1	—	1.39	—	1	—	1.22	—
	Villafeliche 9	1	—	1.50	—	1	—	1.50	—
	Las Planas 5K	1	—	1.62	—	1	—	1.78	—
M _{1,2}	Manchones(c.M.)	2	1.92	—	1.97	2	1.88	—	1.99
	Toril 1	1	—	1.95	—	1	—	1.90	—
	Solera	2	1.65	—	1.82	2	1.80	—	1.92
	Las Planas 5K	2	1.90	—	2.00	2	2.02	—	2.10
	Las Planas 5H	3	1.80	1.92	2.05	3	1.90	2.02	2.10
	Borjas	3	1.85	—	1.89	2	1.88	—	1.90
M ₃	Las Planas 5B	0	—	—	—	1	—	2.00	—
	Villafeliche 9	1	—	2.35	—	0	—	—	—
	Las Planas 5K	1	—	2.32	—	1	—	2.16	—
	Las Planas 5H	1	—	2.10	—	1	—	2.20	—
	Borjas	1	—	2.24	—	1	—	1.98	—

(c.M. = colección Madrid)

Descripción de la superficie oclusal

D⁴ — Es triangular-subredondeado. Se observan tres cúspides principales: protocono, paracono y metacono. El protocono es alargado y ligeramente triangular, es la cúspide más grande. Se distingue un metacónulo alargado situado más cerca del metacono que del protocono. Se observan cuatro crestas transversales completas: anterolof, protolof, metalof y posterolof. Las dos externas son bajas, prácticamente cingulares. El protolof presenta una conexión con el anterolof muy fina y baja. En uno de los ejemplares el metalof es discontinuo.

P⁴ — Es subcuadrado con los vértices redondeados y la cara lingual más corta que la labial. Como en D⁴ sólo se observan tres cúspides principales: protocono, metacono y

paracono. Las crestas transversales son más largas que en D^4 y se observan también las cuatro, rectas y continuas. El metalofo y posterolofos son diagonales y se dirigen hacia el protocono. El anterolofos es bajo y se encuentra semiaislado, unido tan sólo al protocono por una fina prolongación en la cara lingual. El posterolofos presenta mayor altura que en D^4 .

$M^{1,2}$ — Son cuadrados con los vértices redondeados. Se distinguen tres cúspides principales: protocono, paracono y metacono. Las cúspides labiales son triangulares a redondeadas. El protocono tiene forma de media luna. En la mayoría de los ejemplares se observa un reducido metacónulo alargado. En algunos se distingue un pequeño protocónulo. Las crestas transversales: anterolofos, protolofos, metalofos y posterolofos son completas aunque el anterolofos es más corto y bajo y se encuentra unido al protolofos por una fina conexión longitudinal. El protolofos es largo y transversal. El metalofos es grueso, pero en la mayoría de los ejemplares se ahíla antes de llegar al protocono, quedando, en algunos ejemplares separado de éste por un fino surco somero. El posterolofos es cingular pero alcanza mayor altura en su terminación labial. Está separado del metacono. En la mayoría de los ejemplares se observa un reducido mesostilo.

M^3 — Es triangular con el vértice postero-labial alargado hacia atrás. Únicamente se distinguen el gran protocono y el paracono como cúspides principales. El anterolofos es alto y está unido al protocono. El protolofos está curvado hacia delante uniéndose al protocono por su cara anterior. El protocono se alarga hacia la parte posterior continuándose en el posterolofos que se ahíla y reduce sin llegar a la cara labial. El valle es abierto y liso.

D_4 — Es alargado, ligeramente arriñonado. Se distinguen claramente las cuatro cúspides principales: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido, aunque el entocónido está reducido. Todas las cúspides están unidas por una muralla casi continua que rodea el perímetro del molar disminuyendo de altura entre protocónido e hipocónido y entre entocónido y metacónido e interrumpiéndose entre el protocónido y el metacónido. En uno de los ejemplares se observa un pequeño mesostílo. En la cara anterior del protocónido se observa una pequeña crenulación que indicaría el anteroconúlido residual. El sérido se reduce a una mera curvatura del ectolófidio.

P_4 — Es más corto y ancho que el D_4 , de forma trapezoidal. Se distinguen cuatro cúspides principales: protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido, de las cuales el entocónido es la más reducida. Las crestas transversales se restringen a dos: el corto metalófidio, que une las dos cúspides anteriores, y el grueso posterolófidio que cierra el molar desde el hipocónido hasta la base del metacónido. Entre metacónido y protocónido se desarrolla un surco profundo, longitudinal, que los separa anteriormente. El ectolófidio es más alto que en el D_4 y se distingue un grueso mesocónido triangular. El sérido es bifurcado debido al mesocónido.

$M_{1,2}$ — Es rectangular, ligeramente romboidal, con la parte postero-lingual redondeada. Se distinguen las cuatro cúspides principales como en P_4 aunque el entocónido está reducido. En muchos ejemplares no está plenamente individualizado como cúspide. El metacónido es alto y grueso. El protocónido es redondeado. El hipocónido tiene forma de media luna y se alarga hacia la parte posterior, en el posterolófidio. En algunos ejemplares se puede distinguir un reducido hipoconúlido alargado, que forma un ligero repliegue con el hipocónido. Se distingue el anteroconúlido alargado o redondeado y unido en la mayoría de los ejemplares por una corta conexión basal al protocónido. Se forma así un repliegue vertical entre anteroconúlido y protocónido que no llega a ser un verdadero 'anterosinusido'. En todos los ejemplares se distingue un mesocónido redondeado o ligeramente triangular y un mesostílo de reducidas dimensiones. De las crestas transversales se observa el anterolófidio unido al metacónido pero semiaislado del

protocónido; el metalófidio reducido, que en algunos ejemplares llega a la base del metacónido, y el posterolófidio que es fino y en algunos ejemplares ahilado, entre hipocónido e hipoconúlido y hacia la base del entocónido. El ectolófidio es más completo y de mayor altura que en P_4 . El sénidio es somero, transverso y bifurcado.

M_3 — Tiene forma de lengüeta. Las cúspides y crestas son más gruesas que en $M_{1,2}$. Se distinguen tres cúspides principales: protocónido, metacónido e hipocónido. El entocónido está totalmente eclipsado en el posterolófidio. El metacónido es de gran altura. Se distingue también un grueso mesocónido de mayores dimensiones que en $M_{1,2}$. Únicamente dos crestas transversales tienen un desarrollo completo: el anterolófidio y el posterolófidio. El anterolófidio es recto y se une al protocónido en la base, pero parte desde la cima del metacónido. El posterolófidio es continuo desde el hipocónido hasta la base del metacónido. En algunos ejemplares se observa un reducido metalófidio en la cara lingual del protocónido. El sénidio es transverso, somero y bifurcado.

Discusión — *Spermophilinus bredai* está escasamente representado en los yacimientos de mamíferos españoles, siendo el Aragoniense superior la época en la que tenemos el mejor registro paleontológico de esta especie. En algunos yacimientos como Las Planas 5K, Las Planas 5H y Villafeliche 9 es el único representante de la familia Sciuridae que se encuentra. En el Cuadro 2 se detallan las analogías y diferencias entre *Spermophilinus besana* y *S. bredai*.

Cuadro 2. Semejanzas y diferencias entre *Spermophilinus besana* y *Spermophilinus bredai*.

		<i>S. besana</i>	<i>S. bredai</i>
$M_{1,2}$ y M_3	anterolófidio	separado del protocónido	fin a conexión con el protocónido
	sénidio	relativamente profundo	somero
	entocónido	inexistente	reducido pero visible
	metalófidio	residual o nulo	residual a completo
$M^{1,2}$	anterolofio	aislado	unido al protocono
	metacónulo	inexistente	reducido pero visible
	tamaño	pequeño	medio

S. besana de la fosa de Calatayud-Montalbán es, en tamaño y morfológicamente, idéntico al *S. aff. bredai* de Vieux-Collonges (Mein, 1958), al *S. aff. bredai* de Vermes I (Engesser et al., 1981) y al *S. bredai* de Sansan (Baudelot, 1972).

El *S. bredai* de la fosa de Calatayud-Montalbán es similar en tamaño y morfología a *S. bredai* de Vermes I (Engesser et al., 1981), *S. bredai* de Manchones y Armantes 7 (de Bruijn, 1967) y *S. bredai* de La Grive (Forsyth Major, 1893; de Bruijn & Mein, 1968).

Spermophilinus bredai y *S. aff. bredai* difieren de *S. turolensis*, por su tamaño, intermedio el de este último entre el de *S. bredai* y el de *S. aff. bredai*. Morfológicamente, sin embargo, *S. turolensis* está más cercano a *S. aff. bredai* que a *S. bredai* por su anterolófidio separado del protocónido, su entocónido inexistente y el metalófidio reducido.

Spermophilinus bredai comprende dos especies bien distintas; *S. bredai* y *S. aff. bredai*, esto ya es observado por de Bruijn & Mein (1968). También ambos autores consideran la especie *S. cf. bredai* de Vieux-Collonges como una especie distinta de la especie *S. bredai* de Oeningen, La Grive y Manchones. Dado que hemos estudiado el

material de *S. bredai*, *S. aff. bredai* y *S. cf. bredai*, en varios yacimientos, hemos podido separar estos dos últimos taxones y caracterizarlos convenientemente, por ello proponemos asignar un nuevo nombre a estas formas, denominándolas *S. besana*.

Un conjunto de caracteres es lo que identifica a la especie *S. besana*. En *S. aff. bredai* de Vermes I (Engesser et al., 1981) observamos que en los molares superiores el anterolofa está unido al protocono y se distingue un fuerte engrosamiento del metalofa. Sin embargo los molares inferiores presentan la mayor parte de las características de *S. besana*: entocónido inexistente, anterolófidio separado del protocónido, sénidio desarrollado y metalófidio reducido. En cuanto al tamaño es similar al de *S. besana*. y menor que el de *S. bredai* de Sansan, La Grive (Engesser et al., 1981) y de Manchones, Toril 1, Solera, Las Planas 5K, Las Planas 5H y Borjas. Comparando con el *S. bredai* de Anwil nos encontramos el mismo problema, los molares superiores se diferencian exclusivamente por el tamaño. Los molares inferiores de la especie de Anwil presentan las características de *S. besana* (Engesser, 1972). *S. besana* de Vargas 1A, Olmo Redondo 5 y Olmo Redondo 9 muestran constantes la mayor parte de los caracteres diagnósticos de la especie.

TRIBU SCIURINI BURMEISTER, 1854

Sciurus L., 1758

Especie tipo — *Sciurus vulgaris* L., 1758.

Sciurus vulgaris L., 1758

Lám. 7, fig. A-B.

Distribución — Especie actual del continente europeo cuya repartición en Europa, ecología y caracteres biológicos externos se encuentran ampliamente desarrollados por los siguientes autores entre otros: Ognev, 1940; Grzimek, 1969; Purroy & Rey, 1974; Niethammer & Krapp, 1978; y Moller, 1983.

El siguiente apartado tiene como objetivo describir la dentición de la especie *Sciurus vulgaris*, ardilla arborícola actual cuya morfología dental es poco conocida. Pretendemos con esta descripción conocer la variabilidad de las poblaciones actuales considerando que *Sciurus vulgaris* es una especie suficientemente representativa de la tribu Sciurini.

Material y medidas

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
D ⁴	14	1.88	1.97	2.09	13	1.63	1.77	2.00
P ⁴	76	1.94	2.24	2.66	76	1.88	2.38	2.94
M ¹	92	1.88	2.09	2.34	92	2.31	2.62	3.13
M ²	91	2.00	2.17	2.47	91	2.66	2.85	3.25
M ³	89	2.13	2.51	2.84	89	2.41	2.71	3.13
D ₄	14	1.53	1.74	1.88	14	1.31	1.52	1.72
P ₄	76	1.84	2.12	2.47	74	1.72	2.00	2.31
M ₁	90	1.97	2.19	2.41	88	2.19	2.50	2.97
M ₂	91	2.06	2.31	2.66	90	2.31	2.69	3.25
M ₃	92	2.28	2.72	2.97	86	2.34	2.65	3.06

Descripción de la morfología oclusal

Los incisivos son rojos por su cara labial.

P³ — Es un elemento con una raíz y una cúspide únicas y un pequeño cíngulo posterior.

P⁴ — Es de forma ligeramente triangular. Presenta cuatro cúspides principales: protocono, paracono, metacono e hipocono. Esta última se encuentra muy reducida. Hay tres cúspides secundarias: anterocónulo, protocónulo y metacónulo y un mesostilo. Los valles suelen ser más profundos que en M¹ y M². De las crestas transversales se distinguen anterolofo, protolofo, metalofo y posterolofo incompletos.

M¹ — Es subcuadrado a triangular. Las cúspides principales son alargadas y están bien desarrolladas. El mesostilo está más desarrollado que en P⁴ y se une al metacónulo. Este se desdobra en dos y se alarga hasta unirse con el protocono.

M² — Es de mayor tamaño que M¹, con los valles más amplios y de forma cuadrada. La morfología de la superficie oclusal es la misma que la de M¹.

M³ — Es de forma triangular, con una gran expansión trasera del ángulo postero-labial, destacando en la superficie oclusal el alto paracono que se une con el protocono por un protolofo bajo. Las dos cúspides posteriores metacono e hipocono están escasamente desarrolladas llegando a difuminarse en el posterolofo. De las crestas transversales sólo el anterolofo, protolofo y posterolofo están bien desarrolladas. El valle central es muy amplio y no se observa metacónulo. El mesostilo es de desarrollo variable, en general menor que en M¹ y M².

P₄ — Es triangular, alargado en la dirección sagital. Las cúspides principales son protocónido, metacónido, entocónido e hipocónido bien desarrolladas. Redondeadas las dos anteriores y alargadas las posteriores. Hay anterocónido, mesocónido y mesostílido. Se distingue una única cresta transversal, el posterolofo. El sérido es somero y ligeramente inclinado hacia la parte posterior.

M₁ — Es de contorno trapezoidal, con cuatro cúspides principales como en P₄ y un anteroconúlido alargado y fundido en el anterolófido; mesocónido y mesostílido están aislados. El valle central es una amplia artesa sin ornamentación, cerrada por anterolófido y posterolófido y abierta por las caras labial y lingual por surcos profundos que separan mesocónido y mesostílido de las cúspides principales.

M₂ — Es más ancho que M₁, con la cara anterior más ancha en relación con la posterior. El anteroconúlido está mejor desarrollado que en M₁. En algunos ejemplares se aprecia un mesolófido residual. El resto de la morfología de la superficie oclusal es muy similar a la de M₁.

M₃ — Es de forma similar a M₂; más alargado lo que implica el desarrollo de un amplio valle central. El ángulo posterolingual es redondeado y el mesostílido más pequeño que en P₄, M₁ y M₂. Del metacónido parte una cresta posterior que no llega a unirse con el mesostílido. El anterolófido está escasamente desarrollado y no se distingue mesolófido.

Lámina 7

Sciurus vulgaris L., 1758

A. Serie dental izquierda P³-M³.

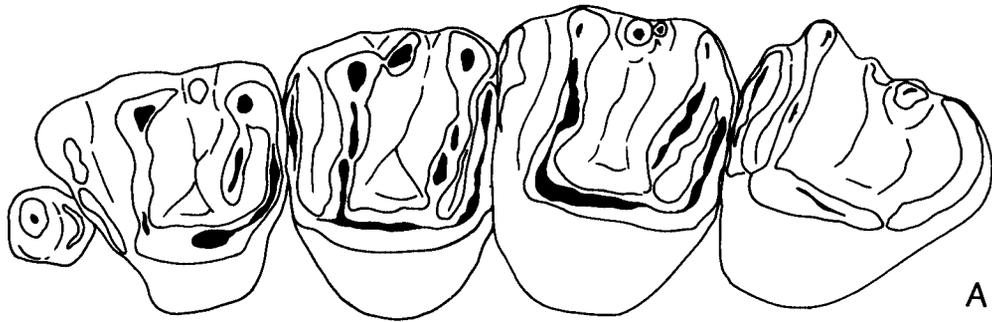
B. Serie dental derecha P₄-M₃.

Citellus citellus (L., 1758)

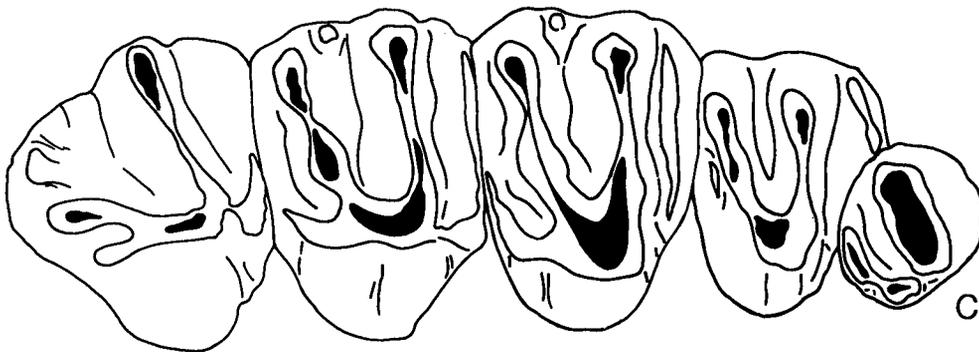
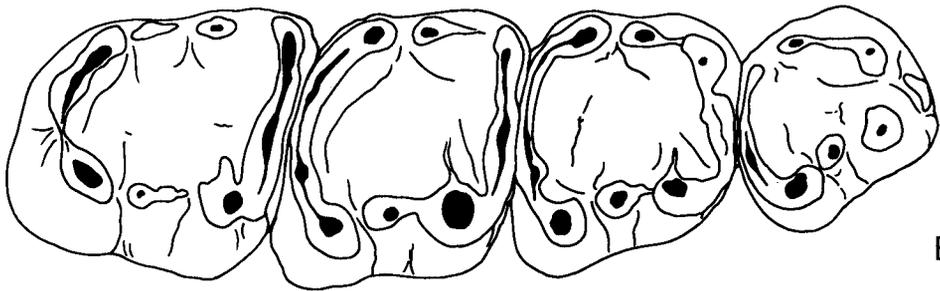
C. Serie dental derecha P³-M³.

D. Serie dental izquierda P₄-M₃.

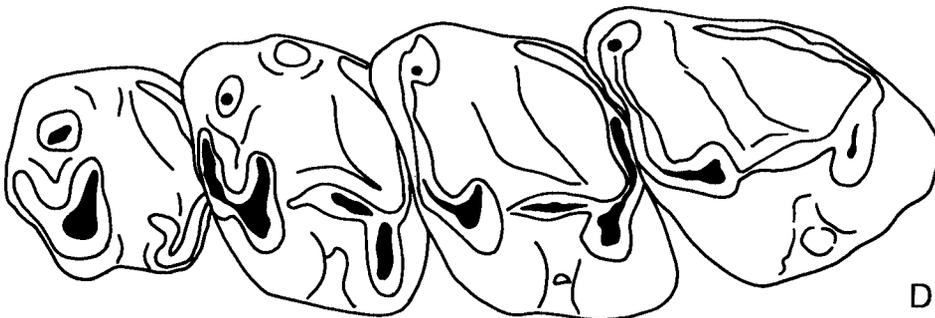
Lámina 7



1 mm



1 mm



Observaciones — El estudio de los 46 ejemplares de *Sciurus vulgaris* nos permite conocer la variabilidad de los caracteres morfológicos de la superficie oclusal de los molares.

- a) Anterolofos en general bien desarrollados.
- b) Posterolofos incompletos en general y de menor altura que las demás crestas transversales.
- c) Mesostilo presente en la mayoría de los ejemplares.
- d) El metalófido es inexistente a residual.
- e) En tres ejemplares se observan cuatro molares inferiores en vez de los tres característicos en todos los Sciuridae.

Discusión — Desafortunadamente el género *Sciurus* no se encuentra representado por ninguna especie en la fosa de Calatayud-Montalbán. El estudio de la especie actual, *Sciurus vulgaris* nos ha permitido fijar los caracteres morfológicos de la dentición para que sirva como punto de referencia para conocer la variabilidad morfológica y biométrica en el estudio del material fósil, como base de comparación en el análisis de las especies fósiles estudiadas en el presente trabajo; ya que hemos podido comprobar que existe una gran afinidad entre especies y aún géneros y que los límites se basan en pequeños detalles cuya fijación es posible sólo si la cantidad de material disponible es suficiente.

TRIBU SCIURINI ?

Freudenthalia gen. nov.

Nominación — En honor al Dr M. Freudenthal.

Diagnosís — Sciurini de pequeño tamaño cuyos molares superiores se caracterizan por su braquiodoncia, su forma cuadrada y la 'V' que forman protofalo y metalofos al unirse, el primero a la parte anterior del protocono y el segundo a su parte posterior contrastando con la 'U' que forman el anterolofos al unirse al anterocónulo y el posterolofos al unirse al hipocono, relacionadas ambas cúspides por un endolofos continuo. El anterocónulo, protocono e hipocono son alargados en forma de media luna. El metacónulo tiene forma de lazo. Los molares inferiores son completamente bunodontos, destacando las cuatro cúspides principales en los cuatro ángulos del rectángulo del molar a modo de torres en la llanura quedando cerrada por el metalófido en su cara anterior y por el posterolófido de menor altura en la posterior. Se distinguen además un grueso anterocónido, un mesocónido y una pequeña protuberancia en la cara interna del entocónido a modo de entolófido abortado.

Diagnosís diferencial — *Freudenthalia* se distingue del género *Heteroxerus* por un metalofos unido al protocono, el metacónulo en forma de lazo y la falta de entolófido. Se diferencia de *Atlantoxerus* por el tamaño, más pequeño de *Freudenthalia* y los mismos caracteres que lo diferencian de *Heteroxerus*. De *Palaeosciurus* se distingue por el menor tamaño, la falta de mesostilo en forma de gancho típico de *Palaeosciurus* y por el menor desarrollo de las crestas transversales en los molares inferiores de *Freudenthalia*. Se distingue de *Spermophilinus* por su menor tamaño, el metacónulo en forma de lazo, y el endolofos continuo de *Freudenthalia*. Los molares inferiores de *Spermophilinus* presentan el anterolófido bien desarrollado. Se diferencia de *Aragoxerus* por el metacónulo en forma de lazo y el aislamiento de las cúspides principales de los molares inferiores, así

como por el gran mesocónido que falta en *Aragoxerus*. De *Tamias* se diferencia por el metalofo continuo, la presencia de protocónulo y metacónulo y el entocónido bien desarrollado. Se distingue también de *Sciurus* por el endolofa continuo, el metacónulo en forma de lazo, la falta de anterolófidio, el menor desarrollo del posterolófidio y la braquiodoncia de los molares.

Distribución temporal y geográfica — Este género se encuentra en el Ramblense, en el yacimiento de Ramblar 1 (Ramblense zona Z).

Freudenthalia daamsi sp. nov.

Lám. 3, fig. B-C.

1974 *Heteroxerus* aff. *paulhiacensis* — Aguilar, p. 378, fig. 28c.

Holotipo — M^{1,2} dext., n° RA1 6 de Ramblar 1, Lám. 3, fig. B.

Paratipos — Piezas dentarias de Ramblar 1 sigladas con los números RA1 7, 16, 19, 21, 22.

Localidad tipo — Ramblar 1, Teruel.

Nominación — En honor al Dr R. Daams.

Diagnosis — La misma que para el género.

Distribución temporal y geográfica — Esta especie se ha encontrado exclusivamente en el yacimiento de Ramblar 1, de edad Ramblense.

Material y medidas

	Longitud				Anchura			
	n	mín.	med.	máx.	n	mín.	med.	máx.
M ^{1,2}	2	1.40	—	1.60	2	1.43	—	1.57
P ₄	1	—	1.40	—	1	—	1.20	—
M _{1,2}	3	1.40	1.49	1.57	3	1.41	1.44	1.48

Descripción de la superficie oclusal — Dada la escasez de material no tenemos aún criterios suficientes para distinguir M¹ de M² ni M₁ de M₂.

M^{1,2} — Molares cuadrados, braquiodontos, con crestas de poca altura y cúspides labiales ligeramente más altas que las linguales. Se observan cuatro cúspides principales: paracono, protocono, metacono e hipocono así como anterocónulo y metacónulo desdoblados en dos, formando un lazo. Las crestas transversales son cuatro: anterolofa, protolofa, metalofa y posterolofa uniéndose las tres primeras al protocono y la última al hipocono. Las cúspides linguales están unidas por un endolofa continuo. La superficie oclusal tiene forma de 'V' rodeada por una 'U', la 'V' está formada por el protolofa y el metalofa y la 'U' por la unión del anterolofa y posterolofa al endolofa. Se distinguen además un protocónulo y un mesostilo de desarrollo variable.

P₄ — Es alargado en dirección sagital y estrecho por su parte anterior. Se distinguen cuatro cúspides principales: metacónido, protocónido, entocónido e hipocónido unidas las dos anteriores por el metalófidio y las posteriores por el posterolófidio más alto que el metalófidio. Se distinguen además anterocónido, mesocónido y mesostilido de escaso desarrollo. El sérido es somero y transversal.

M_{1,2} — Es de forma rectangular a ligeramente trapezoidal. Se distinguen, sobresaliendo de las crestas transversales el metacónido, protocónido, entocónido e hipocónido. Se observan también un grueso anterocónido, mesocónido y mesostílido aislados. El metalófido y posterolófido son completos pero de menor altura que las cúspides por lo que el molar tiene un aspecto de mesa invertida. El sénido es somero y ligeramente dirigido hacia la parte anterior.

Discusión

Aguilar (1974, p. 397, fig. 28c) figura un molar de Sciuridae de Caunelles cuyo característico metacónulo desdoblado en dos, y la 'V' encerrada dentro de una 'U', así como su tamaño nos permiten afirmar que se trata de *Freudenthalia daamsi*, pero está clasificada por el autor como *Heteroxerus* aff. *paulhiacensis*. En el texto no hay descripción alguna pero la figura es lo suficientemente explicativa como para suponer que no se trata de una forma afín a *H. paulhacensis*.

F. daamsi se parece mucho a *Sciurus* sp. del Mioceno inferior de Weisenau, en tamaño y morfología, aunque la comparación ha podido hacerse sólo con la figura de Stehlin & Schaub, 1951 (p. 198, fig. 294)

La posición sistemática de *Freudenthalia daamsi* dentro del rango tribal queda incierta para cuando una mayor cantidad de material nos permita conocerla.

TRIBU MARMOTINI POCOCK, 1923

Palaeosciurus Pomel, 1853

Palaeosciurus feignouxii Pomel, 1853

Fig. 44.

1974 *Palaeosciurus feignouxii* – Aguilar, p. 378, fig. 29 (con sinónimos anteriores).

Material y medidas (Navarrete del Río)

M^{1,2} 1.86 × –

M_{1,2} 2.00 × 1.97.

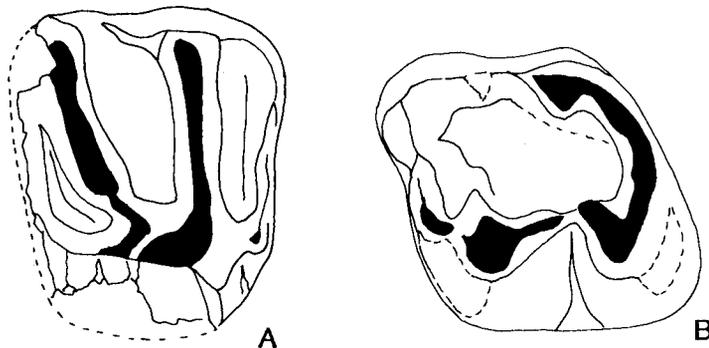


Fig. 44. *Palaeosciurus feignouxii* de Navarrete del Río.

Descripción de la superficie oclusal

$M^{1,2}$ — Es un molar rectangular con la superficie oclusal cóncava, en el que se observa el típico 'gancho' que forma la cresta mesostilaria al unirse con el paracono.

$M_{1,2}$ — Es ligeramente romboidal, con un alto metacónido que sobresale por la parte anterior del molar. Carece de entolófidio y de mesocónido.

Discusión

Palaeosciurus feignouxi de Navarrete del Río es una forma muy similar a *Palaeosciurus feignouxi* Pomel, 1853 de La Paillade y Caunelles (Aguilar, 1974), tanto en tamaño como en morfología de la superficie oclusal de los molares.

En la Lámina 7 se puede observar una especie actual de la tribu Marmotini: *Citellus citellus*, cuya morfología dental recuerda a la de los representantes fósiles de la tribu pero bastante más simplificada.

SUBFAMILIA PETAURISTINAE SIMPSON, 1945

Petauristinae gen. et sp. indet.

Material y medidas (Manchones)

$M_{1,2}$ 1.63 × 1.56.

Descripción — Es un molar alargado en el que se distinguen únicamente metacónido, protocónido e hipocónido como cúspides principales. El metacónido presenta la base reducida con la cima abultada. De los cónulos se observan el anteroconúlido aislado, el hipoconúlido alargado y reducido. También se observa un pequeño mesocónido. De las crestas transversales sólo se distinguen el metalófidio incompleto y el posterolófidio fino y de poca altura. El valle central es amplio y presenta acanaladuras en la cara posterior de las cúspides anteriores. El sénido es amplio y somero y presenta también una ornamentación en forma de acanaladuras verticales.

Observaciones

En el yacimiento de Manchones de Bruijn (1967) describe un P_4 de Petauristinae clasificándolo como *Sciuropterus* Cuvier, 1825. El $M_{1,2}$ descrito anteriormente no puede ser clasificado dentro de este género debido a sus menores dimensiones y la morfología, no identificable con la de las especies de *Sciuropterus* conocidas.

Daams, 1977 describe este P_4 como un D_4 de *Albanensia*. No podemos asegurar que nuestro $M_{1,2}$ se trate del mismo ejemplar que el de Daams puesto que D_4 y $M_{1,2}$ se distinguen claramente. Pensamos que dicho material de Daams ha podido perderse y que el ejemplar estudiado en nuestro trabajo, siglado como perteneciente al yacimiento de Manchones es un elemento nuevo, no conocido por los autores anteriormente citados, o bien se trata de un material mal siglado.

Bioestratigrafía

De Bruijn (1967) es el primer autor europeo que propone una zona bioestratigráfica basada en un taxón perteneciente a la familia Sciuridae: Zona *grivensis* correlacionable con la Zona G de Daams & Freudenthal (1981) y correlacionada por Tena et al. (inéd.)

Especies Yacimientos	<i>Sciurus</i> sp.	<i>H. lavocati</i>	<i>H. paulhiacensis</i>	<i>Palaeosciurus</i>	<i>H. rubricati</i>	<i>Atl. blacki</i>	<i>Sp. cf. bredai</i>	<i>H. grivensis</i>	<i>Sp. bredai</i>	<i>H. sp. indet.</i>	<i>Atl. tadlae</i>	<i>H. molinensis</i>	<i>Sp. turolensis</i>	<i>Atl. adroveri</i>	Bibliografía	Zonas		Pisos
																D	M	
Masada del Valle 5 Los Mansuetos Concud 3 Concud 2 Villalba Baja 2 Tortajada Masada del Valle 2															● van de Weerd, 1976 ● van de Weerd, 1976		12	TUROLIENSE
Montredon Masía del Barbo 2								●	●				●	●	Aguilar, 1982 van de Weerd, 1976		10	VALLESIENSE
Pedregueras 2C Pedregueras 1A Nombrevilla Hostalets de Pierola Molina de Aragón Pataniak 6 Beni Mellal				●				●							de Bruijn & Mein, 1968 de Bruijn & Mein, 1968 de Bruijn & Mein, 1968 Agustí & Gibert, 1982 Lacomba, 1983 Jaeger, 1974 Lavocat, 1961	I	9	VALLESIENSE
La Grive Rosshaupten La Grenatière Luc-sur-Orbieu Paracuellos 3 Povoa de Santarém Sandelzhausen Arroyo del Val 6 Manchones Paracuellos 5 Henares 1 Sansan					●			●	●						Mein, 1983 Black, 1966 Aguilar, 1980 Aguilar, 1980 Sesé et al., 1984 Antunes & Mein, 1977 Black, 1966 Daams et al., 1977 de Bruijn, 1967 Sesé et al., 1984 Sesé et al., 1984 Baudelot, 1972	G	8 7 6	MIOCENO
Armantes 7								●							de Bruijn, 1967	F		ARAGONIENSE
Puttenhamen Langenmoosen Oggenhof Quinta das Pedreiras Armantes 4 Las Planas 4B Las Planas 4A Vermes O'Donell Henares 2 Villafeliche 4 Vieux-Collonges Moratines Armantes 1 Torralba 1 Munébrega 1 Valtorres 1 Valdemoros 3B Valdemoros 1A				●				●	●						Fahlbusch & Wu, 1981 Black, 1966 Black, 1966 Antunes & Mein, 1977 de Bruijn, 1967 de Bruijn, 1967 de Bruijn, 1967 Stehlin & Schaub, 1951 Sesé et al., 1984 Sesé et al., 1984 de Bruijn, 1967 Mein, 1958 Alberdi et al., 1981 de Bruijn, 1967 de Bruijn, 1967 de Bruijn, 1967 de Bruijn, 1967 de Bruijn, 1967	E	5	ARAGONIENSE
				●				●	●							D	4	

Especies	Yacimientos											Bibliografía	Zonas		Pisos							
	<i>Sciurus</i> sp.	<i>H. lavocati</i>	<i>H. paulhiacensis</i>	<i>Palaeosciurus</i>	<i>H. rubricati</i>	<i>Atl. blacki</i>	<i>Sp. cf. bredai</i>	<i>H. grivensis</i>	<i>Sp. bredai</i>	<i>H. sp. indet.</i>	<i>Atl. tadlae</i>		<i>H. molinensis</i>	<i>Sp. turolensis</i>		<i>Atl. adroveri</i>	D	M				
Can Martí Vell					●												Agustí et al., 1984	C		4	RAMBLIENSE	MIOCENO
Villafeliche 2A Córcoles					●												de Bruijn, 1967 Díaz & López, 1979	B				
Ateca 3 Moli Calopa Wintershof-West Estrepouy			●		●												de Bruijn, 1967 Agustí et al., 1984 Dehm, 1950 Black, 1965	A				
Navarrete del Río Loranca			●		●												Adrover, 1978 Díaz & López, 1979	Z				
Poncenat Cluzel Selles-sur-Cher Bouzigues Cetina de Aragón Montaigu Fuenmayor Caunelles Moissac		●	●		●												Huguency, 1974 Huguency, 1974 Ginsburg & Hug., 1980 Aguilar, 1974 Daams, 1976 Huguency, 1974 Martínez, 1985 Aguilar, 1974 Baudelot & Bonis, 1968	Y				
Nouv. Fac. Médecine Saulcet Relais des Cathares La Paillade Paulhiac Autol Plaissan		●	●														Aguilar, 1977 Huguency, 1974 Aguilar, 1977 Aguilar, 1977 Huguency, 1974 Cuenca, 1985 Aguilar, 1977	X				
Dieupentale La Colombière Coderet		●	●		●												Baudelot & Oliv., 1978 Huguency, 1969 Huguency, 1969	Code- ret				
Pech-du-Fraysse Gaimersheim		●															de Bonis et al., 1973 Freudenberg, 1941	Bonin- gen				
Saint Menoux		●															Huguency, 1980	An- toingt				

Fig. 45. Distribución temporal de las formas de Scuridae en el Oligoceno superior y Mioceno europeos.

con la Zona Mioceno medio II de Aguirre & Morales (1974). La Zona *grivensis* no ha sido posteriormente utilizada más que por Tena et al. (iné.) y como referencia en algunas correlaciones continentales.

También Daams & Freudenthal (1981) mencionan a *Heteroxerus* como un taxón importante dada su abundancia en las zonas D y E de estos autores.

Se ha elaborado un cuadro bioestratigráfico a partir de los datos proporcionados por los diferentes autores reseñados en la columna de Bibliografía de la Fig. 45. Se han utilizado únicamente los taxones pertenecientes a los géneros *Sciurus*, *Heteroxerus* (*H.*), *Palaeosciurus* (*P.*), *Atlantoxerus* (*A.*) y *Spermophilinus* (*S.*) de yacimientos españoles y europeos. La correlación bioestratigráfica de los diferentes yacimientos está basada en la propuesta por los mismos autores para cada yacimiento o grupo de yacimientos estudiado y la síntesis de estas correlaciones es la propuesta en el presente trabajo.

En el cuadro de la Fig. 45 puede leerse la distribución de los Sciuridae por yacimientos y el autor o autores que han estudiado el yacimiento correspondiente a la fila en la que se encuentre; a continuación dos propuestas de biozonación: M la de Mein (1975) y D la de Daams & Freudenthal (1981) y la división chronoestratigráfica.

A la vista de la síntesis de datos, esquematizada en la Fig. 45 se pueden añadir nuevos datos bioestratigráficos para las Series Oligocena y Miocena de Europa en base a la distribución de los Sciuridae. Conviene aclarar que en todos los yacimientos los datos son bibliográficos, a excepción del yacimiento de Navarrete del Río. En ocasiones consideraremos que el material está, posiblemente, mal clasificado, como se señalara en los casos correspondientes, pero no podremos probarlo por falta de observación personal del mismo.

El Arverniense se caracteriza en los niveles de Antoingt e inferior de Boningen por la ausencia de *Heteroxerus*. A partir de Pech-du-Fraysse aparece el género *Heteroxerus* representado por la especie *H. lavocati*.

El final del Arverniense (Pech-du-Fraysse y Zona de Coderet), el Ageniense s. str. y el inicio del Ramblense (Zona Z) se caracterizan por la presencia de *Heteroxerus* representado por las especies *H. lavocati* y *H. paulhiacensis*; aunque en algunos niveles falta *H. lavocati* siendo la presencia de *H. paulhiacensis* casi constante a excepción de los yacimientos de Pech-du-Fraysse, Fuenmayor, Cetina de Aragón y Bouzigues. También se caracteriza esta época por la presencia del género *Palaeosciurus*, que llega hasta la Zona Z, al nivel de Navarrete del Río (confirmado en el presente trabajo, véase la Fig. 44).

El Ramblense superior (Zona A) y el Aragoniense hasta el nivel de Vieux-Collonges de la Zona D, se caracteriza por la presencia constante de *H. rubricati*, cuya aparición señala también la Zona Z.

Las Zonas D (final), E, F, G, H e I del Aragoniense y del Vallesiense, se caracterizan por la aparición de *H. grivensis* y la asociación de ambas especies, *H. grivensis* y *H. rubricati*, en los yacimientos de las Zonas D, E, F y G (comienzo). Aunque los autores señalan *H. rubricati* en los yacimientos del Vallesiense, podría tratarse de *H. grivensis* (en base a observaciones personales de un material fragmentario de los Sciuridae de Pedregueras 2A, no coincidente con el de Pedregueras 2C del cuadro, pero situado en un nivel ligeramente inferior). Por ello consideramos que un hito bioestratigráfico importante es el marcado por la desaparición de *H. rubricati* a partir de los niveles medio-inferiores de la Zona G.

Así pues, el Vallesiense inferior (Zonas H e I) se caracteriza por *H. grivensis* que desaparece al comienzo del Vallesiense superior (Zona MN 10 de Mein) para dar paso a la especie *Atlantoxerus adroveri* en esta Zona y durante parte del Turolense (Zona MN 12).

Especies											
	<i>Pul. feignouxi</i>	<i>H. rubricati</i>	<i>Fr. daamsi</i>	<i>Ar. ignis</i>	<i>H. cf. paulhiacensis</i>	<i>Atl. idubedensis</i>	<i>Sp. besana</i>	<i>H. grivensis</i>	<i>Atl. blacki</i>	<i>H. sp. indet.</i>	<i>Sp. bredai</i>
Yacimientos											
Solera							●				●
Las Planas 5H							●				●
Toril							●				●
Alcocer 2							●				●
Villafeliche 9							●				●
Las Planas 5K							●				●
Las Planas 5L							●				●
Borjas							●				●
Manchones							●				●
Valalto 1		●					●				●
Las Planas 5B		●					●				●
Valalto 2C		●					●	●			
Valalto 2B		●					●				
Las Planas 4C		●					●		●		
Las Planas 4B		●					●		●		
Las Planas 4A		●					●		●		●
Regajo 2		●							●		
Valdemoros 3E		●							●		
Valdemoros 3D		●							●		
Villafeliche 4A		●						●			
Valdemoros 3B		●						●			
Valdemoros 3A		●					●				
Casetón 2B		●									
Casetón 1		●									
Valdemoros 1A		●									
Olmo Redondo 9		●					●	●			
Olmo Redondo 8		●					●				
Olmo Redondo 5		●				●	●				
Vargas 1A		●				●	●				
Villafeliche 2A		●				●	●				
San Roque 2		●				●	●				
San Roque 1		●				●	●				
Olmo Redondo 3		●				●	●				
Olmo Redondo 2		●				●	●				
Olmo Redondo 1		●				●	●				
Moratilla 1		●									
Bañón 11A		●									
Bañón 2		●									
Bañón 5		●									
La Dehesa		●									
Ramblar 7		●		●							
Ramblar 3B		●		●	●						
Ramblar 4A		●									
Valhondo 1		●									
Ramblar 1		●	●								
Navarrete del Río	●	●									

Fig. 46. Distribución de las especies de Sciuridae en la Fosa de Calatayud-Montalbán. Las líneas horizontales continuas indican la aparición de nuevos taxones, las discontinuas la posible desaparición.

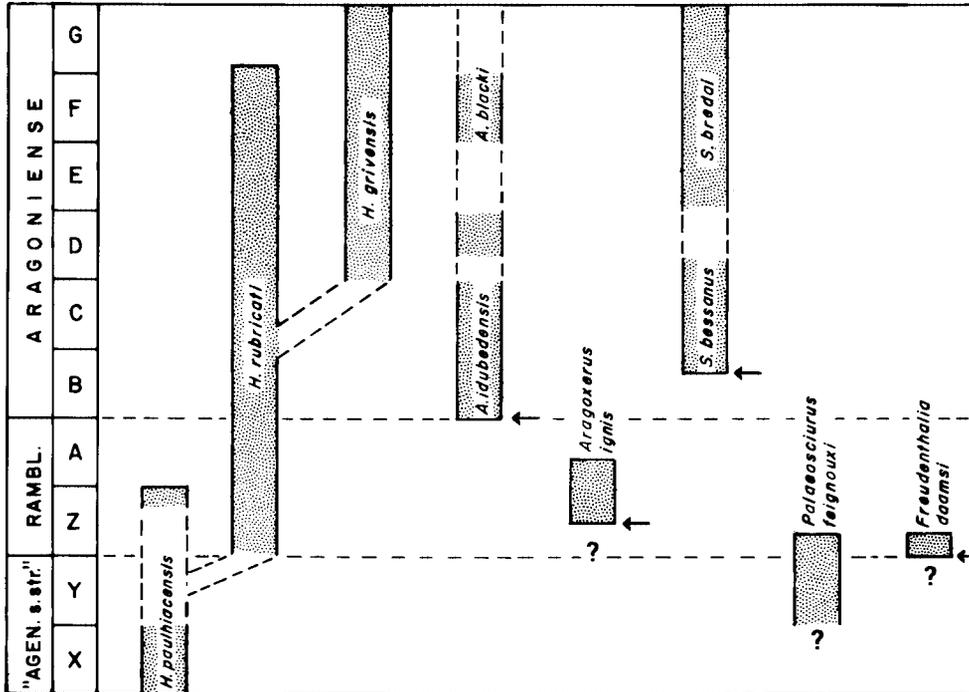


Fig. 47. Ensayo de filogenia de los Sciuridae de la Fosa de Calatayud-Montalbán.

Filogenia

De los autores que han estudiado la familia Sciuridae sólo podemos mencionar a dos de ellos que hayan intentado establecer una hipótesis filogenética entre los distintos taxones de la misma. Black (1965) hace un intento de hipótesis filogenética para el género *Heteroxerus* pero no tiene en cuenta caracteres que a nosotros nos han parecido básicos para establecerla. De Bruijn (1967) resalta algunos de estos caracteres insinuando su valor filogenético pero no establece ninguna hipótesis sobre ellos.

Se intentará fijar una hipótesis filogenética en base a la sistemática y al estudio estratigráfico de los Sciuridae fósiles de la fosa de Calatayud-Montalbán, puesto que obtener conclusiones de tipo evolutivo resulta prematuro si no se cuenta con la mayoría de las especies desde su primera aparición en Europa. En este sentido nos ha sido imposible conocer las relaciones de las nuevas formas *Spermophilinus besana*, *Aragoxerus ignis* y *Freudenthalia daamsi* entre sí o con sus posibles ancestros.

Nos parece sin embargo, que los géneros *Heteroxerus* y *Atlantoxerus* quedan lo bastante bien documentados como para sostener la hipótesis de que *Heteroxerus paulhiacensis*, *H. rubricati* y *H. grivensis* constituyen una línea evolutiva y *Atlantoxerus idubedensis* y *A. blacki* otra. A continuación se exponen las razones que nos han permitido establecer esta hipótesis.

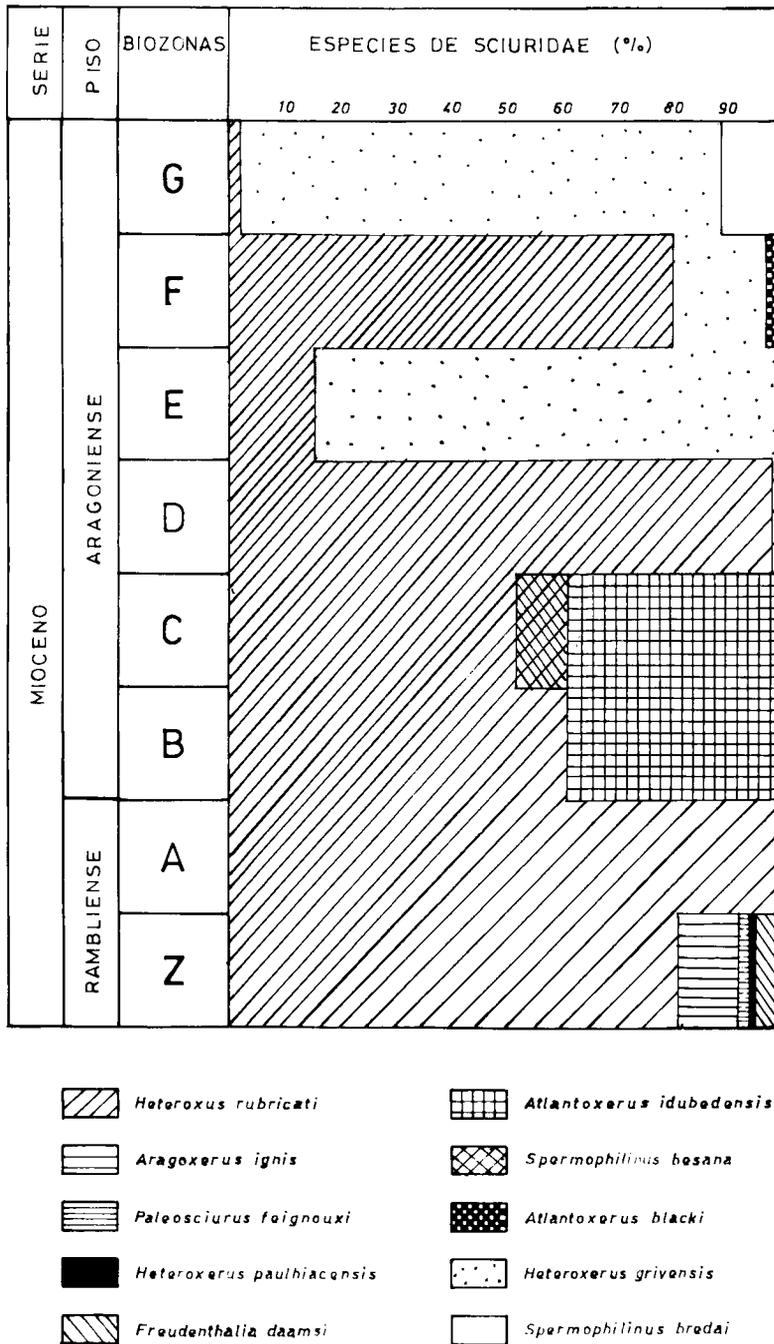


Fig. 48. Porcentajes relativos de las especies de Sciuridae de la fosa de Calatayud-Montalbán; comparación con los datos de Daams & van der Meulen, 1984.

En el género *Heteroxerus* se observa un aumento de tamaño desde las especies oligocenas hacia las especies miocenas, también se observa una unión progresiva del metalofo con el posterolofo y un desarrollo progresivo del cóngulo anterior. Así pues se puede apreciar un aumento de tamaño de *H. grivensis* con respecto a *H. rubricati* y de esta última con respecto a *H. paulhiacensis*. Lo mismo se puede afirmar con respecto a la unión del metalofo con el posterolofo y del desarrollo del cóngulo anterior. En la Fig. 47 se esquematiza la distribución cronológica de las tres especies de *Heteroxerus*.

En cuanto al género *Atlantoxerus* los caracteres que nos han permitido establecer las relaciones filogenéticas entre las dos especies estudiadas han sido también el aumento de tamaño y la desaparición total del cóngulo anterior. *A. idubedensis* es de tamaño ligeramente inferior al de *A. blacki*. El cóngulo anterior, aunque residual puede observarse todavía en algunos individuos de *A. idubedensis*, mientras que en *A. blacki* no aparece en ninguno; finalmente, la especie actual, *A. getulus* no presenta tampoco el cóngulo anterior y es de mayor tamaño que sus dos ancestros (ver también la distribución de estas formas en la Fig. 47).

Para el género *Spermophilinus* las relaciones filogenéticas se han establecido en función del aumento progresivo de tamaño, la simplificación de la superficie oclusal de los molares inferiores y la unión del anterolófido con el protocónido (véase el cuadro de semejanzas y diferencias entre *S. besana* y *S. bredai*, en el apartado correspondiente a la especie *S. bredai*). *S. besana* es ligeramente más pequeño que *S. bredai*; el entocónido es inexistente en *S. besana* y en *S. bredai* está, aunque reducido. El anterolófido se une al protocónido en *S. bredai* mientras que en *S. besana* se encuentra todavía aislado.

La hipótesis filogenética que proponemos se resume en el cuadro de la Fig. 47.

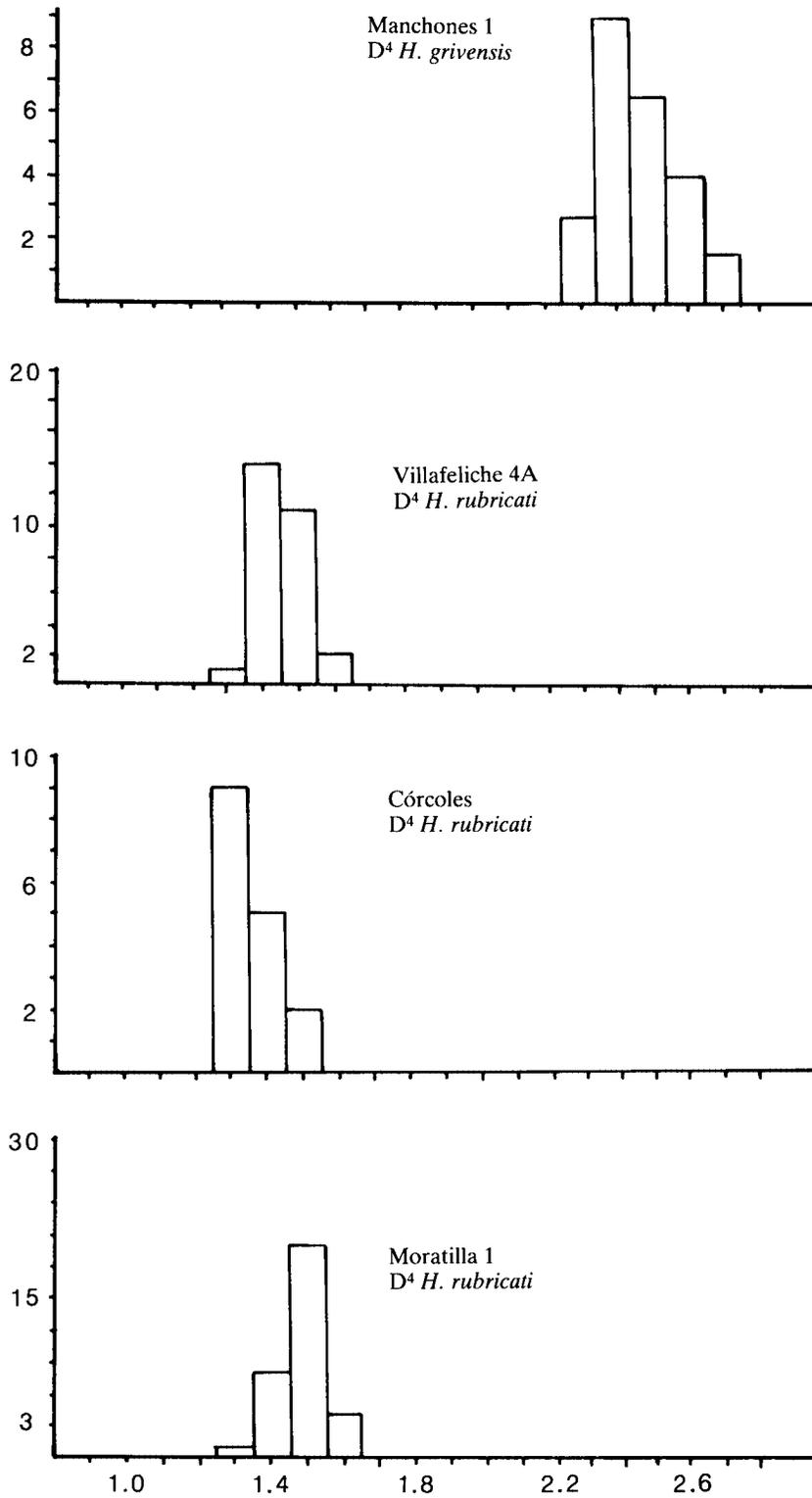
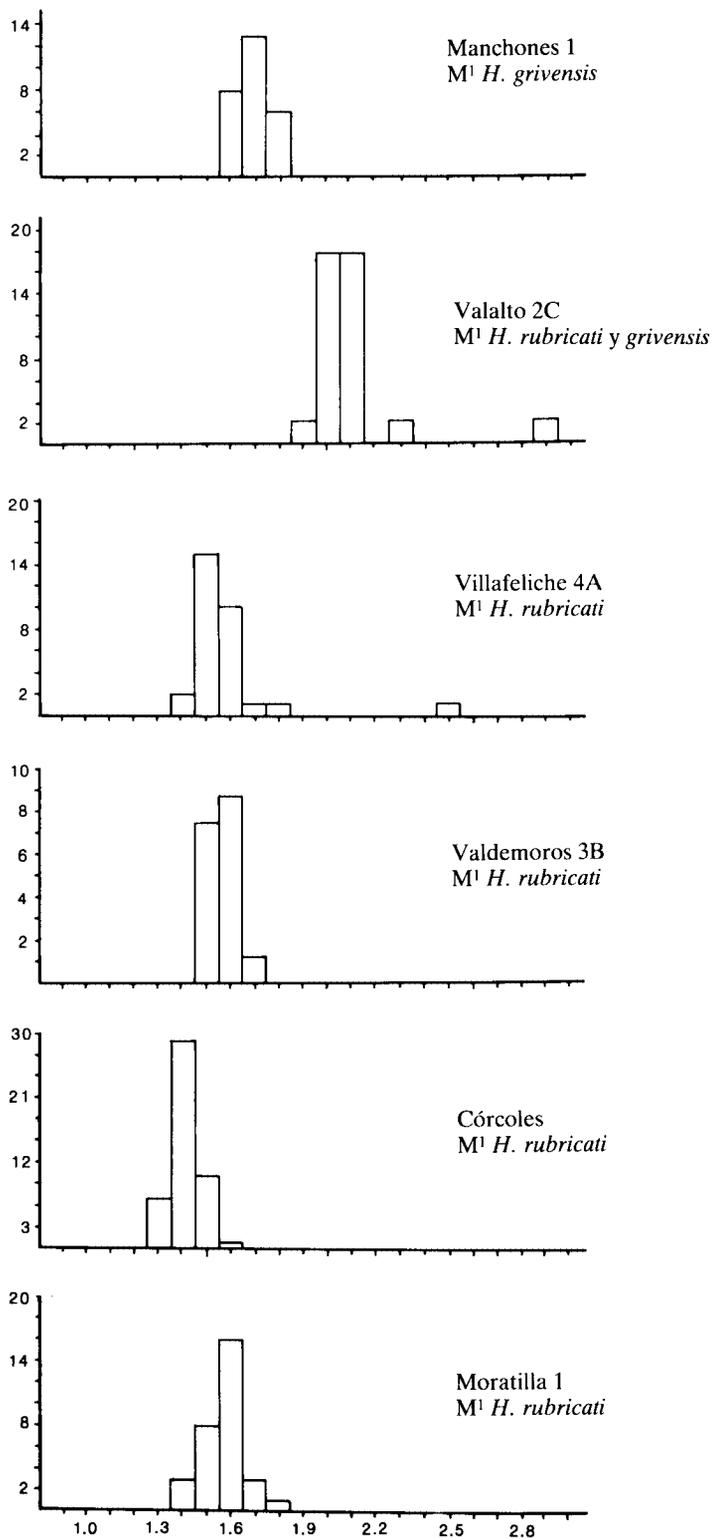


Fig. 49. Histogramas de frecuencias de D⁴.

Fig. 50. Histogramas de frecuencias de M¹.

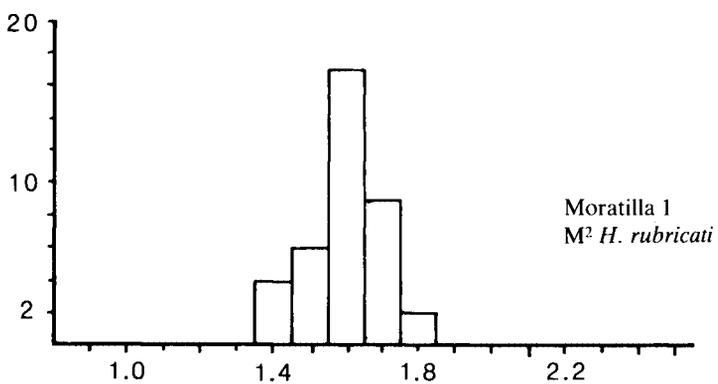
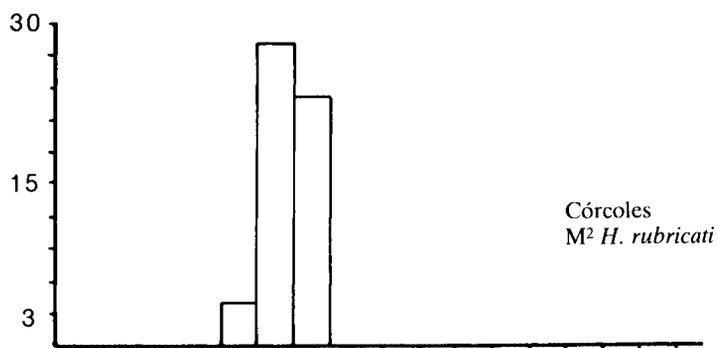
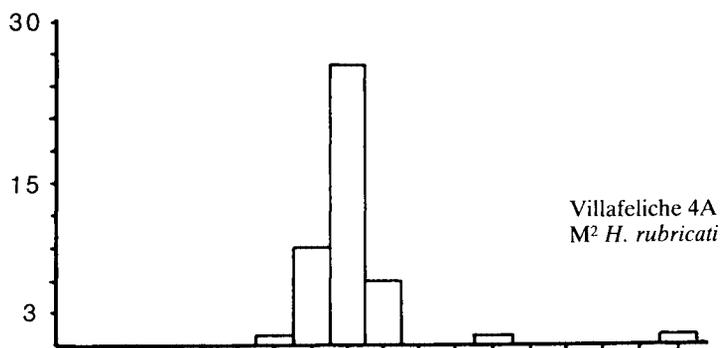
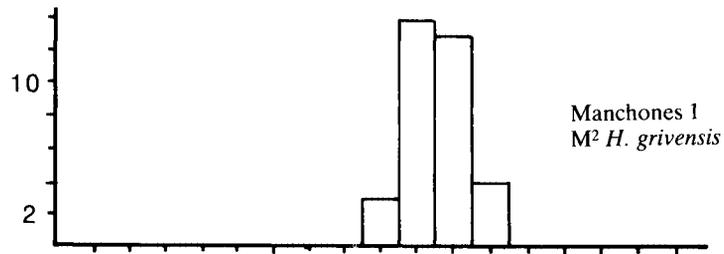


Fig. 51. Histogramas de frecuencias de M².

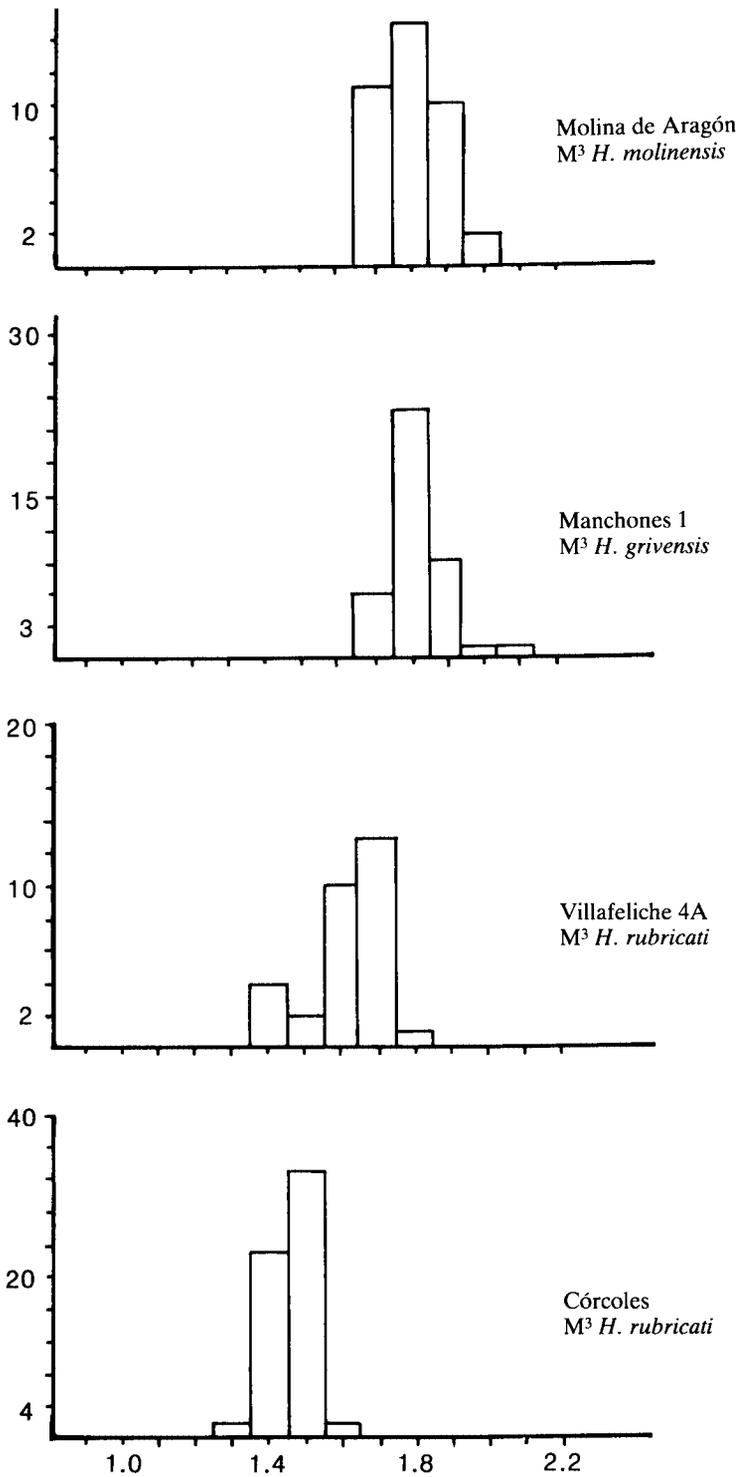


Fig. 52. Histogramas de frecuencias de M^3 .

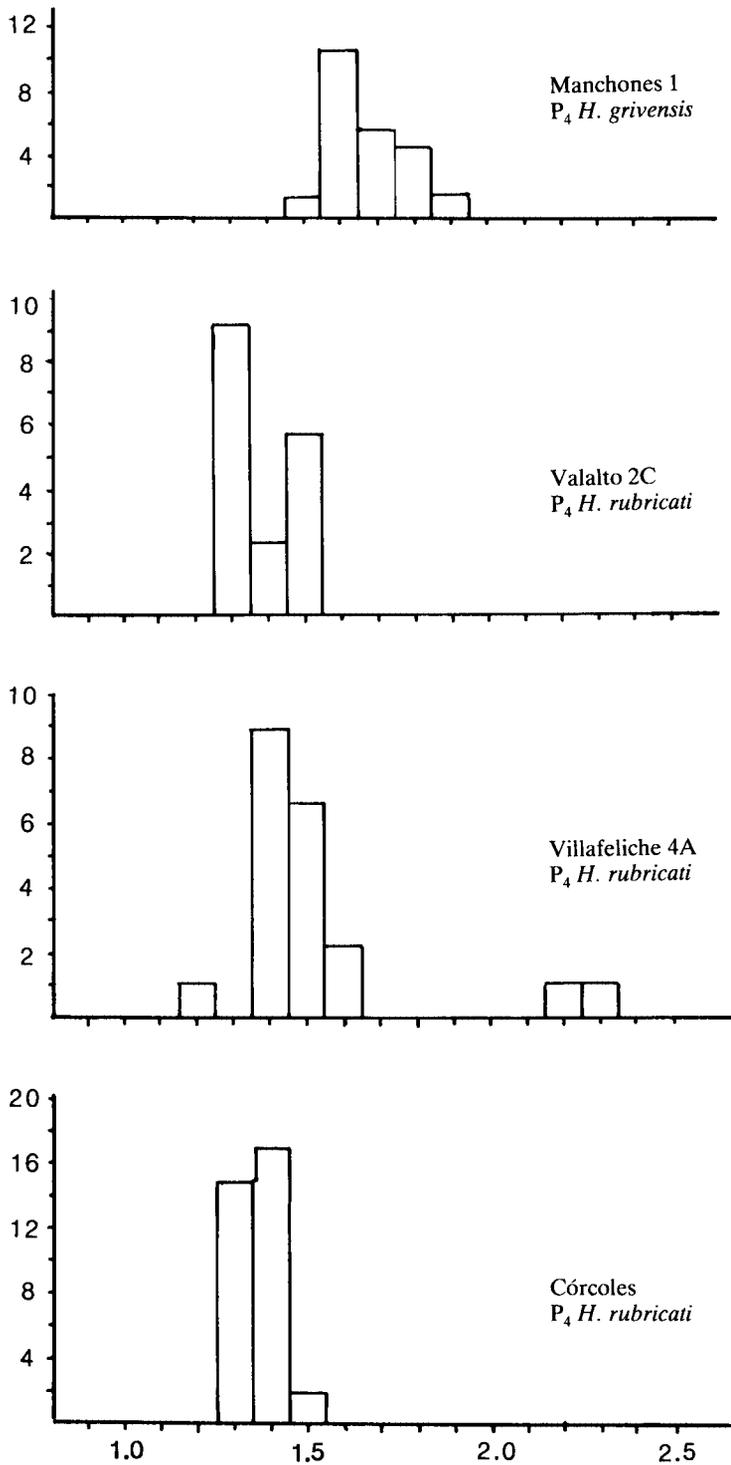
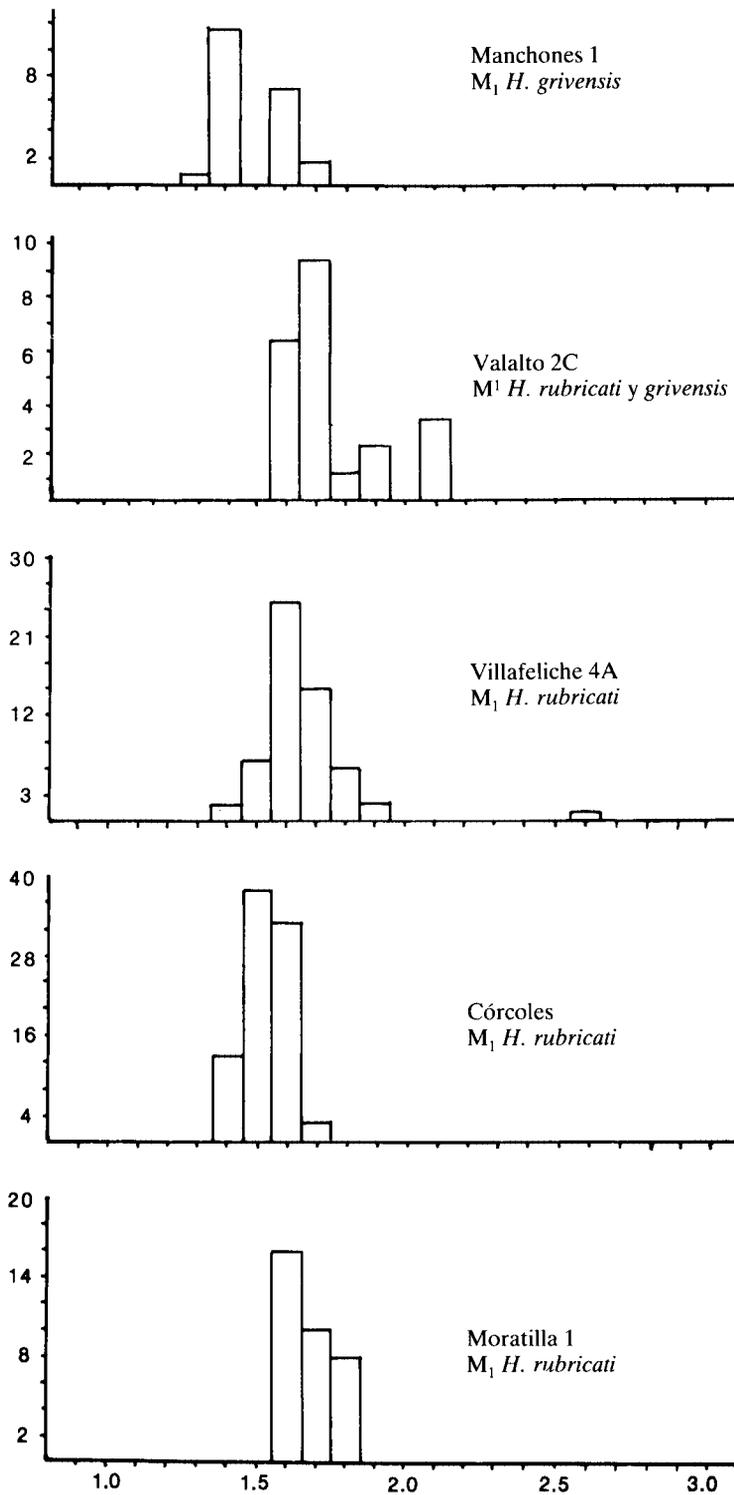


Fig. 53. Histogramas de frecuencias de P₄

Fig. 54. Histogramas de frecuencias de M_1 .

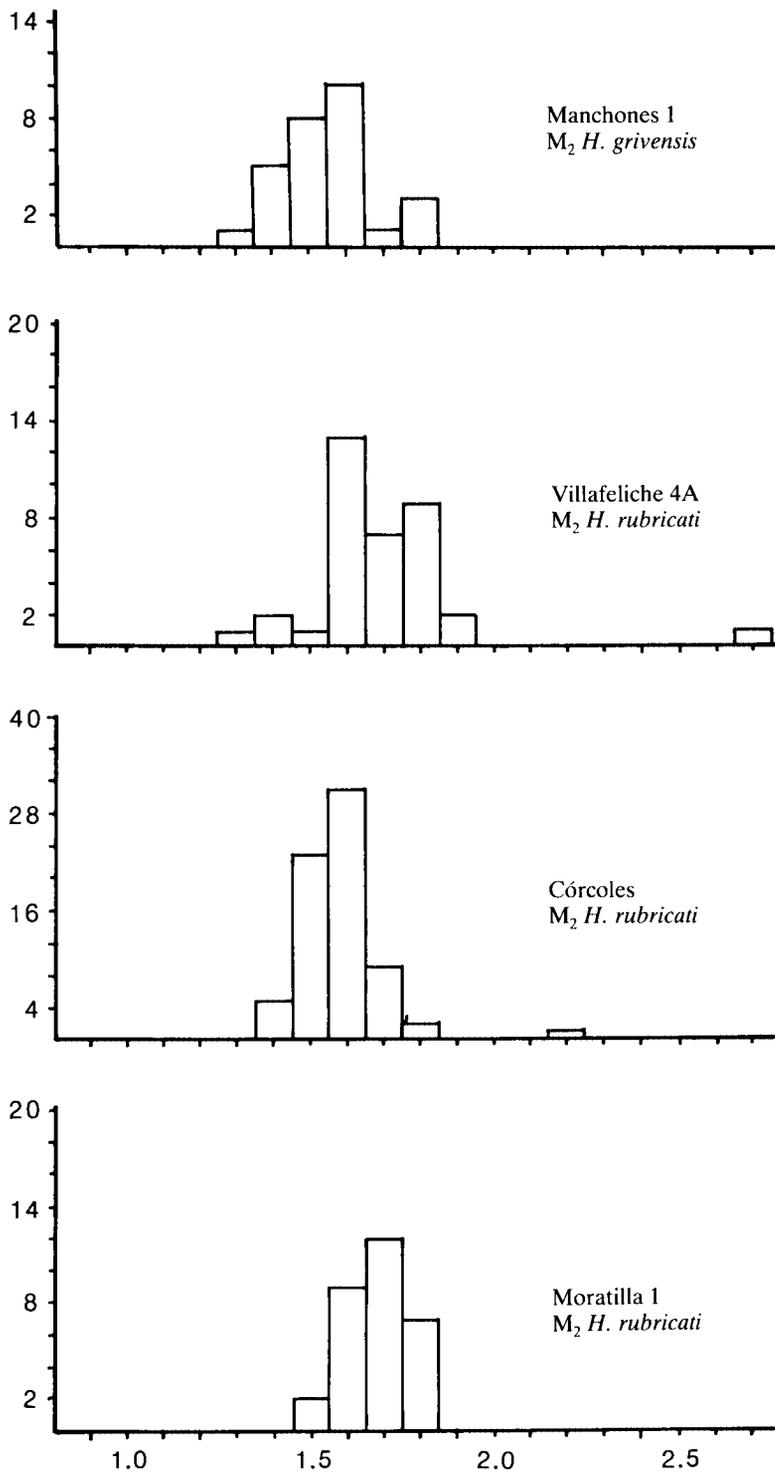
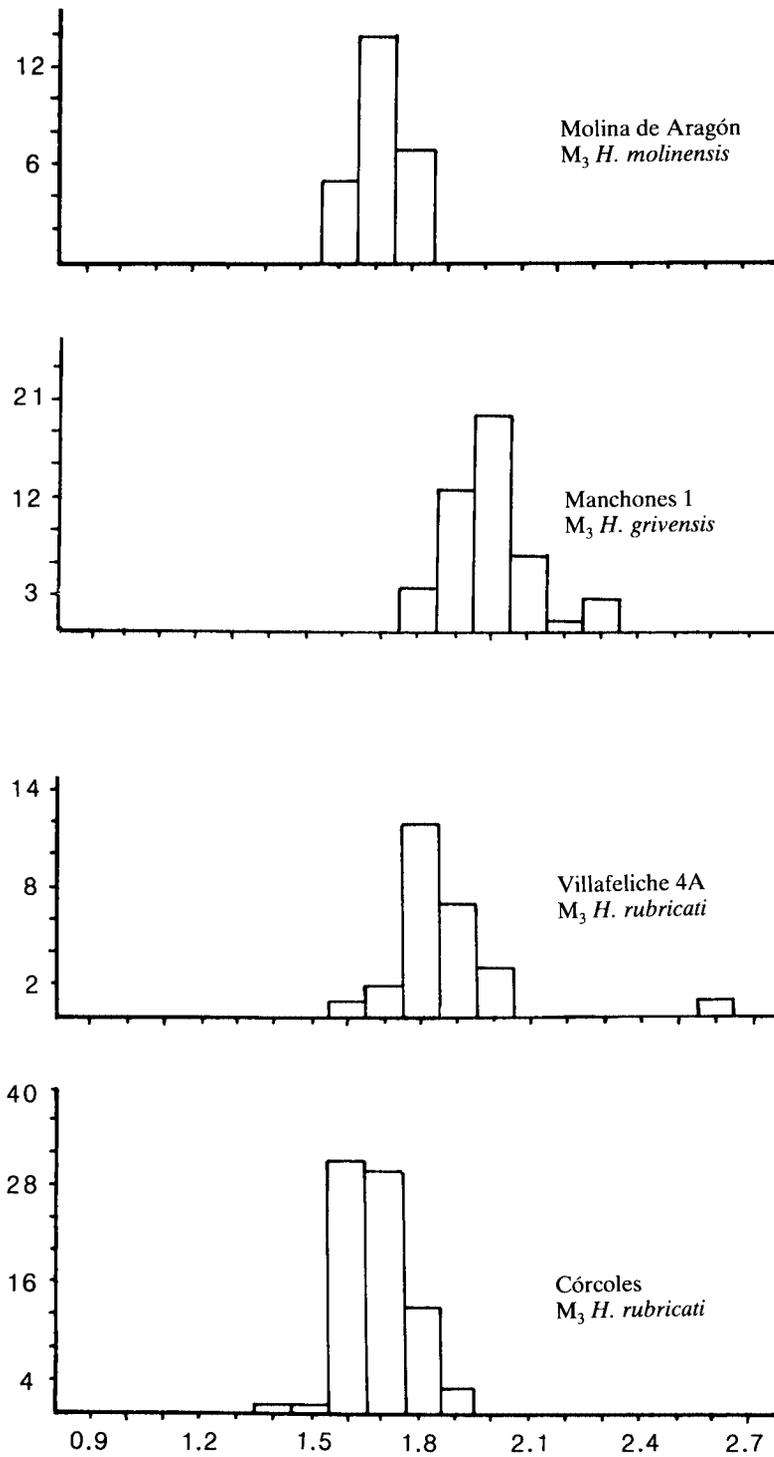


Fig. 55. Histogramas de frecuencias de M_2 .

Fig. 56. Histogramas de frecuencias de M_3 .

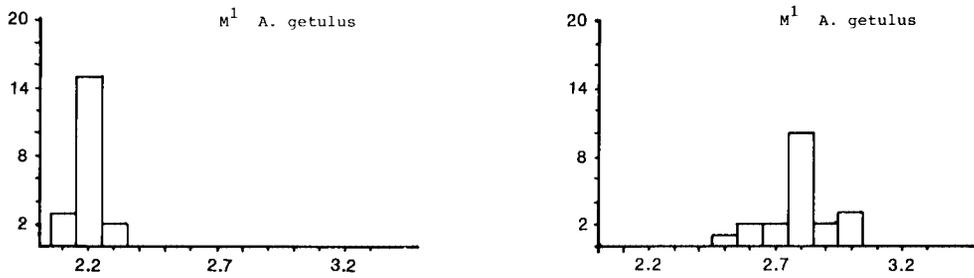


Fig. 57. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M^1 de *Atlantoxerus getulus*.

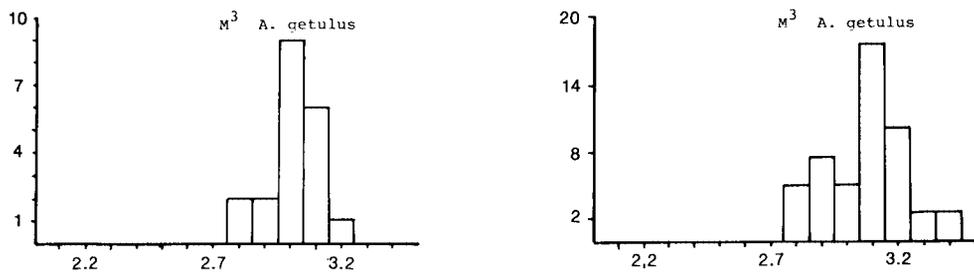


Fig. 58. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M^3 de *Atlantoxerus getulus*.

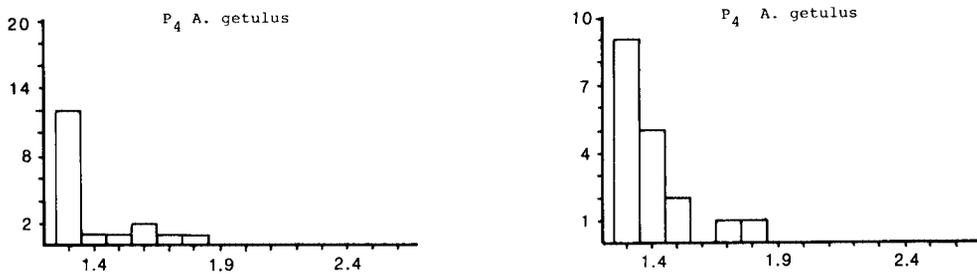


Fig. 59. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de P_4 de *Atlantoxerus getulus*.

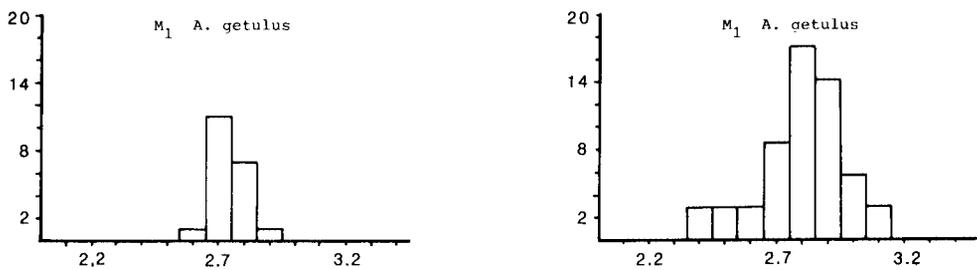


Fig. 60. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M_1 de *Atlantoxerus getulus*.

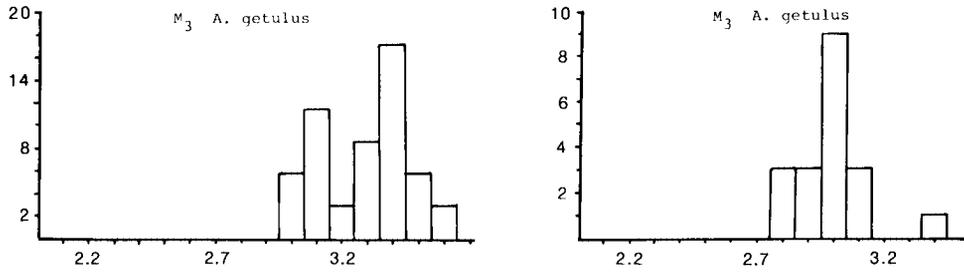


Fig. 61. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M₃ de *Atlantoxerus getulus*.

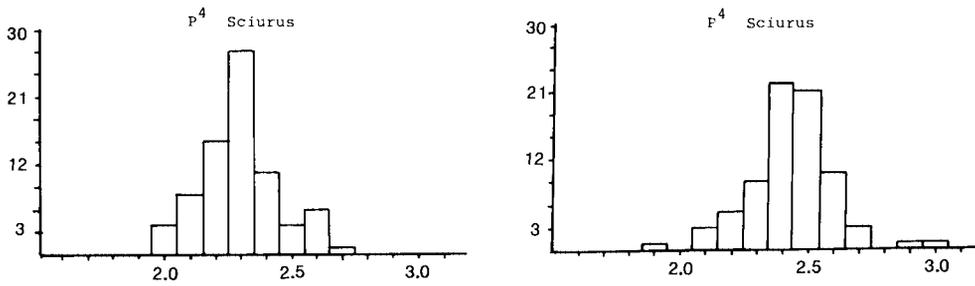


Fig. 62. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de P⁴ de *Sciurus vulgaris*.

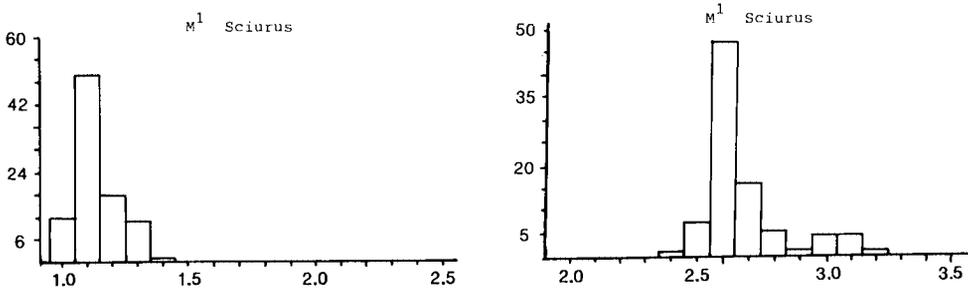


Fig. 63. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M¹ de *Sciurus vulgaris*.

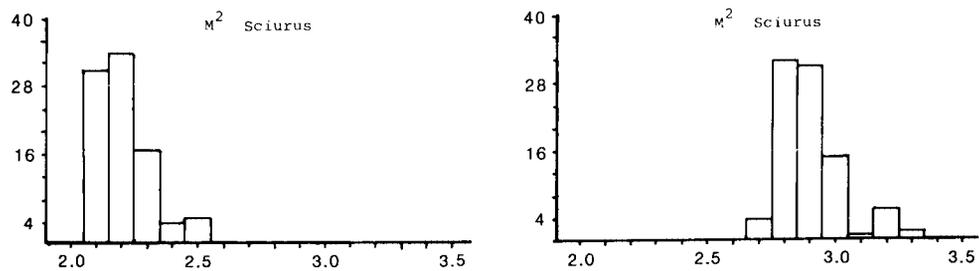


Fig. 64. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M² de *Sciurus vulgaris*.

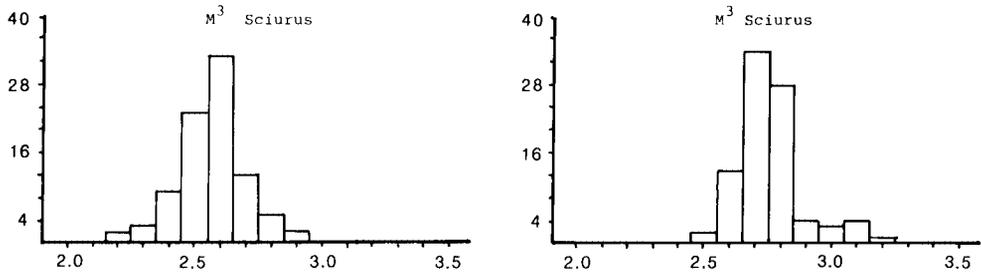


Fig. 65. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M^3 de *Sciurus vulgaris*.

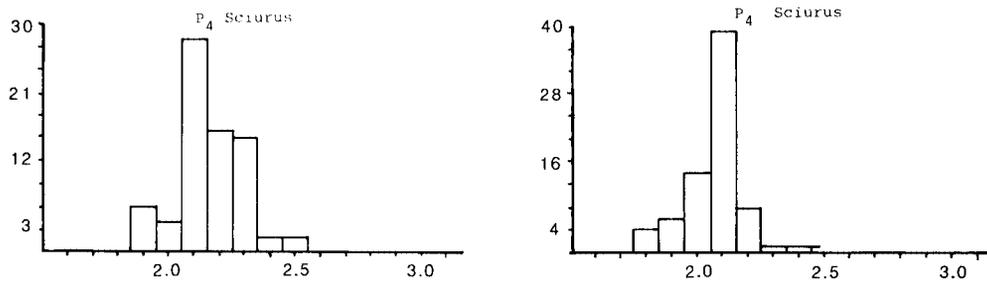


Fig. 66. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de P_4 de *Sciurus vulgaris*.

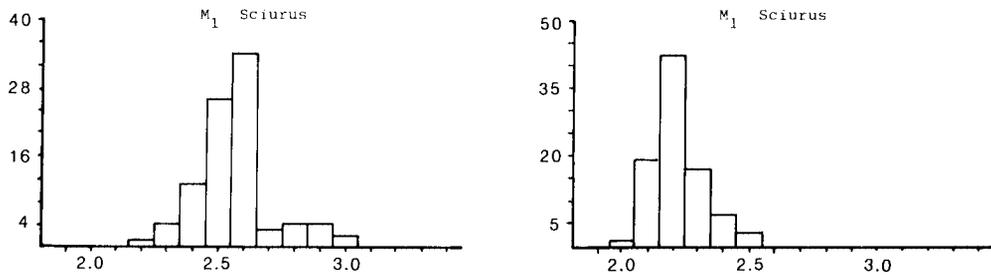


Fig. 67. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M_1 de *Sciurus vulgaris*.

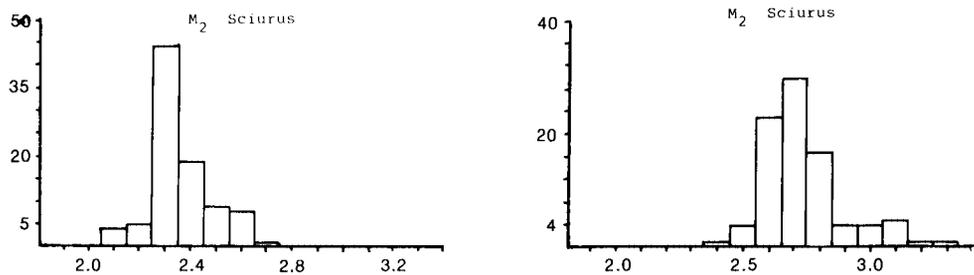


Fig. 68. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M_2 de *Sciurus vulgaris*.

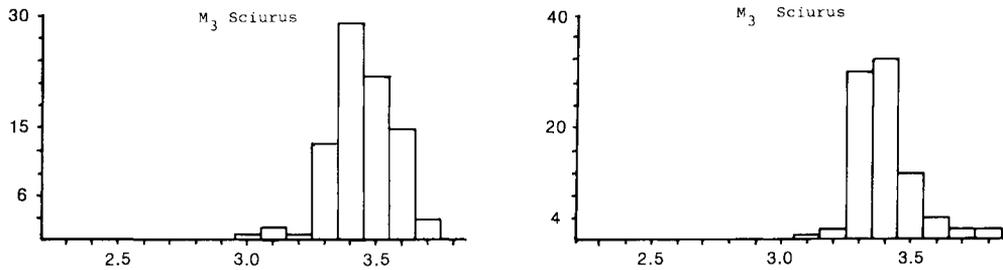


Fig. 69. Histogramas de frecuencias de la longitud y anchura de M₃ de *Sciurus vulgaris*.

Bibliografía

- Adrover, R., 1963. Estado actual de las investigaciones paleontológicas en la Provincia de Teruel. — Teruel, 29: 89-148, 6 lám.
- Adrover, R., 1972. Yacimiento de micromamíferos en Navarrete del Río (Provincia de Teruel, España). (Nota preliminar). — Acta Geol. Hisp., 7, 6: 176-177.
- Adrover, R., 1975. Principales yacimientos paleomastológicos de la provincia de Teruel y su posición estratigráfica relativa. — Trab. Neógeno-Cuaternario, 4 (Actas I Col. Int. Bioestr. Neog. sup y Cuat. inf., Montpellier-Madrid, 1974): 31-48.
- Adrover, R., 1978. Les rongeurs et lagomorphes (Mammalia) du Miocène inférieur continental de Navarrete del Río. (Province de Teruel, Espagne). — Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 72: 3-47, 5 lám.
- Adrover, R., M. Feist, M. Hugueney, P. Mein & E. Moissenet, 1982. L'âge et la mise en relief de la formation détritique culminante de la Sierra Pelarda (prov. Teruel, Espagne). — C.R. Acad. Sci. Paris, 295, 2: 231-236.
- Adrover, R., M. Feist, L. Ginsburg, C. Guérin, M. Hugueney & E. Moissenet, 1983. Les formations continentales paléogènes de la Sierra Palomera (Province de Teruel, Espagne) et leur place dans la biostratigraphie tertiaire des Chaînes Ibériques orientales. — Bull. Soc. Géol. France, 25, 3: 421-431.
- Adrover, R., P. Mein & E. Moissenet, 1978. Nuevos datos sobre la edad de las formaciones continentales neógenas de los alrededores de Teruel. — Est. Geol., 34: 205-214.
- Aguilar, J.P., 1974. Les rongeurs du Miocène inférieur du Bas-Languedoc et les corrélations entre échelles stratigraphiques marine et continentale. — Géobios, 7, 4: 345-398.
- Aguilar, J.P., 1977. Les gisements continentaux de Plaissan et de la Nouvelle Faculté de Médecine (Hérault). Leur position stratigraphique. — Géobios, 10, 1: 81-101, 2 lám.
- Aguilar, J.P., 1980. Rongeurs du Miocène supérieur et moyen en Languedoc. Leur apport pour les corrélations marin-continentale et la stratigraphie. — Paleovertebrata, 9, 6: 155-203, 6 lám.
- Aguilar, J.P., 1982. Contributions à l'étude des micromammifères du gisement Miocène supérieur de Montredon (Hérault). 2. Les Rongeurs. — Paleovertebrata, 12, 3: 81-117, 2 lám.
- Aguirre, E., & J. Morales (edit.), 1975. Actas I Coloquio internacional sobre Bioestratigrafía del Neógeno superior y Cuaternario inferior, Montpellier-Madrid, 1974. — Trab. Neógeno-Cuaternario, 4: 1-244.
- Agustí, J., 1982. Distribució dels rosegadors fòssils de la Mediterrània Occidental durant el Neogen. — Butll. Inst. Catalan Hist. Nat., 48,3: 107-122.
- Agustí, J. & J. Gibert, 1982. Roedores e insectívoros del Mioceno superior dels Hostalets de Pierola (Vallès-Penedès, Catalunya). — Butll. Inf. Inst. Paleont. Sabadell, 14, 1-2: 19-37, 2 lám.
- Agustí, J., S. Moya-Sola & J. Gibert, 1984. Mammal distribution dynamics in the eastern margin of the Iberian Peninsula during the Miocene. — Paléobiol. Continent., 14, 2 (R.C.M.N.S. Interim-Coll. Mediterranean Neogene continental paleoenvironments and paleoclimatic evolution, Montpellier, 1983): 241-257.
- Alberdi, M.T., 1974. Las 'faunas de *Hipparion*' de los yacimientos españoles. — Est. Geol., 30: 189-212.

- Alberdi, M.T., E. Jiménez, J. Morales & C. Sesé, 1981. Moratines: primeros micromamíferos en el Mioceno medio del área de Madrid. — *Est. Geol.*, 37: 291-306.
- Alvarez Sierra, M.A., G. Cuenca Bescós, R. Daams, et al., 1983. Trabajo estratigráfico, sedimentológico y paleontológico del Mioceno inferior de la fosa de Teruel-Calatayud. (2a fase). — Informe para el Ministerio de Industria y Energía a través del Instituto Geológico y Minero de España, (inéd). 1. Memoria: 1-155; 2. Láminas: 1-30.
- Antunes, M.T., & P. Mein, 1977. Contribution à la paléontologie du Miocène moyen continental du Bassin du Tage. 3. Mammifères. Póvoa de Santarém, Pero Filho et Chôes (Secorio). Conclusions générales. — *Ciências da Terra (UNL)*, Lisboa, 3: 143-165, 3 lám.
- Bartholomew, G.A., & J.W. Hudson, 1978. Ardillas terrestres del desierto. Cap. 17 en Wilson, E. O. (ed.), *Ecología, evolución y biología de poblaciones*. — *Sel. Scien. American.*, Edic. OMEGA, Barcelona.
- Baudelot, S., 1972. Etude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers). — Tesis Univ. Toulouse, 496: 1-364, 16 lám.
- Baudelot, S., & L. de Bonis, 1968. Contribution à l'étude des Rongeurs de l'Aquitanién moyen et supérieur de l'Agenais. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 104, 1-2: 160-164.
- Baudelot, S., & P. Olivier, 1978. Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène terminal de Dieupentale (Sud-Ouest de la France: Tarn-et-Garonne). — *Géobios*, 11, 1: 5-19.
- Black, C.C., 1963. A review of the North American Tertiary Sciuridae. — *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ.*, Cambridge (U.S.A.), 130, 3: 109-248, 22 lám.
- Black, C.C., 1965. New species of *Heteroxerus* (Rodentia, Sciuridae) in the French Tertiary. — *Verhandl. Naturf. Ges. Basel*, 76, 1: 185-196.
- Black, C.C., 1966. Tertiary Sciuridae (Mammalia: Rodentia) from Bavaria. — *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 6: 51-63, 3 lám.
- Bonis, L. de, J.Y. Crochet & J.C. Rage, 1973. Nouvelles faunes de Vertébrés Oligocènes des phosphorites du Quercy. — *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, 3, 174: 105-113.
- Bruijn, H. de, 1967. Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (Prov. Zaragoza, Espagne) y su relación con la bioestratigrafía del área. — *Bol. Inst. Geol. Min. España*, 78: 187-373, 11 lám.
- Bruijn, H. de, & P. Mein, 1968. On the Mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud-Teruel basin. — *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B, 71: 73-90, 2 lám.
- Bruijn, H. de, & A.P.H. van Meurs, 1967. A biometrical study of the third premolar of *Lagopsis* and *Prolagus* (Ochotonidae, Lagomorpha, Mammalia) from the Neogene of the Calatayud-Teruel Basin (Aragón, Spain). — *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B, 70, 2: 113-143.
- Bryant, M.D., 1945. Phylogeny of Nearctic Sciuridae. — *Ann. Midl. Naturalist*, 33, 2: 257-390.
- Crusafont Pairó, M., 1967. Nuevos datos sobre la edad de los sedimentos terciarios de la zona de Utrillas-Montalbán. — *Acta Geol. Hispanica*, 2, 5: 115-116.
- Crusafont, M., & J.M. Golpe, 1971. Biozonation des Mammifères néogènes d'Espagne. (inéd).
- Crusafont, M., S. Reguant & J.M. Golpe, 1975. Síntesis bioestratigráfica del Terciario continental español. — *Est. Geol.*, 31, 5-6: 581-586.
- Crusafont Pairó, M., & J. Truyols Santonja, 1960. El Mioceno de las Cuencas de Castilla y de la Cordillera Ibérica. — *Notas Com. Inst. Geol. Min. España*, 60: 127-140.
- Crusafont Pairó, M., & J. Truyols Santonja, 1964. Aperçu chronostratigraphique des bassins de Calatayud-Teruel. — *Curs. Conf. Inst. 'Lucas Mallada'*, C.S.I.C., 9: 89-92.
- Crusafont Pairó, M., J.F. de Villalta Comella & M. Julivert, 1954. Notas para la estratigrafía y paleontología de la cuenca de Calatayud-Teruel. — *Notas Com. Inst. Geol. Min. España*, 34: 41-58.
- Crusafont, M., J.F. de Villalta & J. Truyols, 1955. El Burdigaliense continental de la cuenca del Vallés-Penedés. — *Mem. Com. Inst. Geol. Dip. Prov. Barcelona*, 12: 3-272, 11 lám.
- Crusafont Pairó, M., J.F. de Villalta & J. Truyols Santonja, 1957. Definición estratigráfico-paleontológica de la cuenca terciaria de Calatayud-Teruel. — *Curs. Conf. Inst. 'Lucas Mallada'*, C.S.I.C., 4 (I Reunión del Terciario, Sabadell, 1956): 89-91.
- Cuenca Bescós, G., 1985. Los roedores (Mammalia) del Mioceno de Autol (La Rioja). — *Inst. Est. Riojanos, Ciencias de la Tierra* 2: 1-96, 13 lám.
- Cuenca, G., 1986. *Heteroxerus ignis* n. sp. (Sciuridae, Rodentia, Mammalia) from the lower Miocene of Spain. — *Časopis Miner. Geol.*, 31, 2: 131-142.
- Cuenca Bescós, G., (en prensa). Cap. IV. Roedores (II Tomo Vertebrados: Ed. Meléndez, B.). — *Paraninfo*.
- Cuenca, G., R. Daams, M. Freudenthal, V. Gabaldon, J.I. Lacombe, N. López Martínez, M.A. Sacristán & C. Vega, 1983. La sucesión de Micromamíferos en el Mioceno inferior de España. El proyecto Ramblense. — *COL-PA*, 38: 7-12.

- Daams, R., 1977. Aragonian Sciuroptera (Sciuridae, Rodentia, Mammalia) from Spain. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., B, 80, 5: 356-359.
- Daams, R., 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys*. — Utrecht Micropal. Bull., 3: 1-105, 5 lám.
- Daams, R., 1985. Glirinae (Gliridae, Rodentia) from the type area of the Aragonian and adjacent areas (provinces of Teruel and Zaragoza, Spain). — Scripta Geol., 77: 1-20, 2 lám.
- Daams, R., & M. Freudenthal, 1981. Aragonian: the Stage concept versus Neogene Mammal Zones. — Scripta Geol., 62: 1-17.
- Daams, R., M. Freudenthal & M.A. Alvarez, 1987. Ramblian; a new stage for continental deposits of early Miocene age. — Geol. en Mijnbouw, 65: 297-308.
- Daams, R., M. Freudenthal & A. van de Weerd, 1977. Aragonian, a new stage for continental deposits of Miocene age. — Newsl. Stratigr., 6, 1: 42-55.
- Daams, R., & A.J. van der Meulen, 1984. Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal successions in the upper Oligocene and Miocene of North central Spain. — Paléobiol. Continent., 14, 2 (R.C.M.N.S. Interim-Coll. Mediterranean Neogene continental paleoenvironments and paleoclimatic evolution, Montpellier, 1983): 241-257.
- Dehm, R., 1950. Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. — N. Jahrb. Min. Geol. Pal., B, 91: 321-428.
- Díaz Molina, M. & N. López Martínez, 1979. El Terciario continental de la Depresión Intermedia (Cuenca). Bioestratigrafía y Paleogeografía. — Est. Geol., 35: 149-167.
- Engesser, B., 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). — Tätigkeitsber. Naturf. Ges. Basell., 28: 35-363, 6 lám..
- Engesser, B., A. Matter & M. Weidmann, 1981. Stratigraphie und Säugetierfaunen des mittleren Miozäns von Vermes (Kt. Jura). — Eclog. Geol. Helv., 74, 3: 893-952.
- Fahlbusch, V., & Wu Wenyu, 1981. Puttenhausen: Eine neue Kleinsäuger-Fauna aus der Oberen Süßwasser-Molasse Niederbayerns. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 21: 115-119.
- Fallot, P., & J.R. Bataller, 1927. Itinerario geológico a través del Bajo Aragón y el Maestrazgo. — Mem. R. Acad. Ciencias Artes Barcelona, 20, 8: 227-363
- Ferrando, P., 1924. Nota preliminar sobre el yacimiento fosilífero de Nombrevilla (Zaragoza). — Publ. Acad. Cienc. Exactas Fís. Quím. Nat. Zaragoza, 9: 10-13.
- Forsyth Major, C.J., 1893. On some Miocene Squirrels, with remarks on the Dentition and Classification of the Sciurinae. — Proc. Zool. Soc. London: 179-215.
- Freudenthal, H., 1941. Die oberoligocänen Nager von Gaimersheim bei Ingolstadt und ihre Verwandten. — Palaeontographica, 92, A: 99-164, 4 lám.
- Freudenthal, M., 1963. Entwicklungsstufen der miozänen Cricetodontinae (Mammalia, Rodentia) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. — Beaufortia, 10, 119: 51-157, 1 lám.
- Freudenthal, M., & G. Cuenca Bescós, 1984. Size variation of fossil rodent populations. — Scripta Geol., 76: 1-28.
- Ginsburg, L., & M. Huguency, 1980. La faune de Mammifères du Miocène inférieur de Selles-sur-Cher (Loir-et-Cher). — Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris, 4, 2, C, 3: 271-276.
- Golpe-Posse, J.M., 1974. Faunas de yacimientos con suiformes en el Terciario español. — Paleontol. Evol., 8: 1-87.
- Grzimek, B., (ed.) 1969. Grzimeks Tierleben, Enzyklopädie des Tierreiches. 11. Band – Säugetiere 2. — Kindler Verlag AG, Zürich.
- Gurnell, J., 1983. Squirrel numbers and the abundance of the seeds. — Mammal Rev., 13, 2-4: 133-148.
- Hernández Pacheco, F., 1926. Nota sobre la estratigrafía y los mamíferos de Nombrevilla (Zaragoza). — Bol. Inst. Geol. Min. España, 47, 7, 3, 2: 441-448, 5 lám.
- Hernández Pacheco, F., & B. Meléndez, 1957. Un yacimiento de coprolitos en el Mioceno de Calatayud. — Curs. Conf. Inst. 'Lucas Mallada', C.S.I.C., 4 (I Reunión del Terciario, Sabadell, 1956): 163-167, lám. 5-7.
- Huguency, M., 1969. Les rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Branssat (Allier). — Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 34: 1-227, 5 lám.
- Huguency, M., 1974. Gisements de petits mammifères dans la région de Saint-Gérod-le-Puy (Stratigraphie relative). — Revue Sci. Bourbonnais, 1974: 52-68.
- Huguency, M., 1980. La faune de mammifères de l'Oligocène moyen de Saint-Menoux (Allier). 1^{re} partie. Rongeurs (Mammalia, Rodentia). — Revue Sci. Bourbonnais, 1980: 57-72.
- Huguency, M., R. Adrover & E. Moissenet, 1985. *Gliravus bravoii* nov. sp., la plus grande espèce du genre *Gliravus* (Mammalia, Rodentia, Gliridae) dans l'Oligocène supérieur d'Espagne. — Géobios, 18, 2: 251-256.

- Jaeger, J.J., 1974. Nouvelles faunes de rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène supérieur d'Afrique nord-occidentale. — *Ann. Geol. Survey Egypt*, 4: 263-268.
- Kinman, K.E., (inéd.). A preliminary checklist of fossil Sciuridae – Carta enviada al Dr. H. de Bruijn en 1977.
- Knee, C., 1983. Squirrel energetics. — *Mammal Rev.*, 13, 2-4: 113-122.
- Lacomba, J.I., 1983. Estudio de los micromamíferos del Vallesiano inferior de Molina de Aragón (Guadalajara). — Tesis de Grado de Licenciatura. Departamento Geol., Fac. Cien. Biol. Univ. Valencia: 1-95, 5 lám.
- Lavocat, R., 1961. Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). Etude systématique de la faune de mammifères et conclusions générales. — *Not. Mem., Service Géol. Maroc.*, 155: 1-145, 12 lám.
- López Martínez, N., J. Agustí, L. Cabrera et al., 1985. Approach to the Spanish continental Neogene synthesis and paleoclimatic interpretation. — *Abstr. VIII Congress R.C.M.N.S.*, Budapest, 1985: 348-350.
- Machado, A., 1978. La Ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus* L.) en Fuerteventura. — Informe del ICONA, La Laguna (S.B.), (inéd.).
- Machado, A., & F. Domínguez, 1982. Estudio sobre la presencia de la Ardilla moruna (*Atlantoxerus getulus* L.) en la isla de Fuerteventura; su introducción, su biología y su impacto en el medio. — Informe Fasela, para el Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación; ICONA (inéd.): 1-239.
- Mein, P., 1958. Les mammifères de la faune sidérolithique de Vieux-Collonges. — *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 5: 1-122, 2 lám.
- Mein, P., 1970. Les Sciuroptères (Mammalia, Rodentia) Neogènes d'Europe occidentale. — *Géobios*, 3, 3: 7-77.
- Mein, P., 1975. Résultats du groupe de travail des Vertébrés. — Report on activity of the R.C.M.N.S. Working groups (1971-1975), Bratislava: 77-81.
- Mein, P., 1984. Composition quantitative des faunes de mammifères du Miocène moyen et supérieur de la région Lyonnaise. — *Paléobiol. Continent.*, 14, 2 (R.C.M.N.S. Interim-Coll. Mediterranean Neogene continental paleoenvironments and paleoclimatic evolution, Montpellier, 1983): 339-346.
- Moller, H., 1983. Foods and foreign behaviour of Red (*Sciurus vulgaris*) and Grey (*Sciurus carolinenses*) squirrels. — *Mammal Rev.*, 13, 2-4: 81-89.
- Moore, J.C., 1959. Relationships among living Squirrels of the Sciurinae. — *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 118: 155-206.
- Niethammer, J., & F. Krapp, 1978. *Handbuch der Säugetiere Europas*. — Akad. Verlagsgesellsch., Wiesbaden: 1-475.
- Ognev, S.I., 1947. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. IV. — Israel Program Scientific Translations., Jerusalem, 1963. 1-890.
- Olive, A., A. Hernández, J.M. Portero, E. Moissenet, M. Gutierrez, J.P. Aguilar & M.C. Leal, 1983. Mapa Geológico 1:50.000 Hoja no. 491 Calamocha. — *Inst. Geol. Min. España, Mem. Mapa Geol. España*: 1-73.
- Purroy, F.J., & J.M. Rey, 1974. Estudio ecológico y sistemático de la ardilla (*Sciurus vulgaris*) en Navarra: 1) Distribución. Densidad de poblaciones. Alimentación. Actividad diaria y anual. — *Bol. Est. Cienc. Ecol.*, 3: 71-78.
- Sesé Benito, C., & N. López Martínez, 1981. Los micromamíferos (Insectivora, Rodentia y Lagomorpha) del Vallesiano inferior de los Valles de Fuentidueña (Segovia, España). — *Est. Geol.*, 37, 5-6: 369-381.
- Sesé, C., N. López, & E. Herraéz, 1984. Micromamíferos (Insectívoros, Roedores y Lagomorfos) de la provincia de Madrid. En: *Geología y Paleontología del Terciario Continental de la Provincia de Madrid*. — C.S.I.C., Mus. Nac. Cien. Nat., Madrid: 29-39.
- Simpson, G.G., 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. — *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85: 1-350.
- Sondaar, P.Y., 1961. Les Hipparion de l'Aragón meridional. — *Est. Geol.*, 17: 209-305, 10 lám.
- Stehlin, H.G., & S. Schaub, 1951. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager. — *Schweiz. Pal. Abh.*, 67: 1-385.
- Tena, J., J. Mandado & J. Gisbert, 1980. Síntesis geológica de la cuenca terciaria de Calatayud. — Informe para el Instituto de Estudios Nucleares: 1-74 (inéd.).
- Vianey-Liaud, M., 1985. Possible evolutionary relationships among Eocene and lower Oligocene rodents of Asia, Europe and North America. En: Luckett, W. P. & Hartenberger, J. L. (ed.), *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*. — NATO ASI Series A: Life Sciences, 92: 277-309.

- Villalta, J.F. de, & Crusafont, M., 1947. Les gisements de mammifères du Néogène espagnol. VI. Bassin de Calatayud-Teruel. — *C. R. Soc. Géol. France*: 278-280.
- Weerd, A. van de, 1976. Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. — *Utrecht Micropal. Bull. Spec. Pub.*: 1-217, 16 lám.
- Weerd, A. van de, & R. Daams, 1978. Quantitative composition of rodent faunas in the Spanish Neogene and paleoecological implications. — *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, B, 81, 4: 448-473.
- Weerd, A. van de, & R. Daams, 1979. A review of the Neogene rodent succession in Spain. — *Ann. Géol. Pays Hellén.*, t. hors Sér., 3 (VII Int. Congress on Mediterranean Neogene, Athens, 1979): 1263-1273.
- Wilson, R.W., 1960. Early Miocene rodents and insectivores from northeastern Colorado. — *Univ. Kansas Paleont. Contr. Vertebrata*, 24, 7: 1-92.
- Wood, A. E., 1955. A revised classification of the rodents. — *J. Mamm.*, 36, 2: 165-187.

Manuscrito recibido el 1 de mayo de 1987.